



Neuronale Kontrolle der Gelenkstabilität während einer ballistischen Kraftproduktionsaufgabe

Dissertation
zur Erlangung
des akademischen Grades
Doctor philosophiae (Dr. phil.)
der Philosophischen Fakultät
der Universität Rostock

Rostock, 2012

vorgelegt von:

Norman Holl, geboren am 03.08.1980 in Greifswald

Gutachter

1. Gutachter:

Prof. Dr. habil. Volker Zschorlich
Institut für Sportwissenschaften, Universität Rostock

2. Gutachter:

Prof. Dr. habil. Sven Bruhn
Institut für Sportwissenschaften, Universität Rostock

3. Gutachter:

Prof. Dr. habil. Heiko Wagner
Institut für Sportwissenschaften, Westfälische Wilhelms-Universität Münster

Datum der Einreichung: 01. April 2012

Datum der Verteidigung: 19. Dezember 2012

Inhalt

Abbildungsverzeichnis	IV
Tabellenverzeichnis	VII
Abkürzungsverzeichnis	VIII
Abstract.....	X
Kapitel 1	1
1. Einleitung.....	1
1.1. Zielstellung	5
Kapitel 2	7
2. Grundlagen.....	7
2.1. Sensomotorik.....	7
2.1.1. primärer motorischer Kortex (M1).....	10
2.1.2. kortikale Organisation sensorischer Informationen	15
2.2. Spinalmotorik	16
2.2.1. Sinnesorgane des Bewegungsapparates	17
2.2.1.1. Muskelspindel	17
2.2.1.2. Golgi-Sehnenrezeptoren	19
2.2.2. Spinale Maschinerie der Bewegung	19
2.2.2.1. Hemmung.....	20
2.2.2.2. spinale Reflexe	22
2.2.2.3. Kontraktionssteuerung der Muskulatur	24
2.3. H-Reflex.....	25
2.4. Transkranielle Magnetstimulation (TMS)	28
2.4.1. Mechanismen der TMS	28
2.4.2. motorisch evozierte Potentiale (MEP).....	31
2.4.3. Postexzitatorische Innervationsstille (silent Period)	34
Kapitel 3	36
3. Forschungsstand	36
3.1. Interaktion mit variierenden Umweltbedingungen	36
3.2. Reflexive Steuerung	41
3.2.1. Einfluss von Instabilität auf die reflektorische Aktivierung	47
3.2.2. Modulation reflexiven Feedbacks bei Interaktion mit der Umwelt.....	53

3.3.	Kortikospinale Regulation	55
3.4.	Reflexkonditionierung	61
Kapitel 4	67
4. Vorversuche	67
4.1.	grundlegende Aspekte der Bewegung	68
Kapitel 5	71
5. Hypothesen	71
Kapitel 6	73
6. Methodik	73
6.1.	Probandenkollektiv	73
6.2.	Muskeln der Untersuchung	73
6.3.	Software	75
6.4.	Parameter der Untersuchung.....	76
6.5.	Messung der Kräfte	78
6.5.1.	Bewegungsdimensionen (Bestimmung von F_x, F_y, F_z)	79
6.5.2.	Auswertung der Kraftdaten.....	80
6.6.	Die Elektromyographie	81
6.6.1.	Verarbeitung des EMGs	84
6.7.	Studiendesign	87
6.7.1.	Schlittenversuche	93
6.7.1.1.	Erwärmung	93
6.7.1.2.	Übungsphase der Schlittenbewegung	93
6.7.1.3.	Versuche mit Messdatenaufnahme.....	98
6.7.2.	Triggerpunkte für die Stimulation.....	99
6.7.2.1.	Gütekriterien für die Gültigkeit eines Versuchs	101
6.8.	H-Reflex.....	108
6.9.	magnetische Stimulation.....	111
6.10.	Referenzversuche.....	118
6.11.	statistische Analyse	119
Kapitel 7	121
7. Ergebnisse	121
7.1.	Grundlegende Aspekte der Bewegung	121
7.1.1.	Ergebnisse der Kraftdaten.....	122

7.1.2.	Kraftänderungsgeschwindigkeit.....	126
7.2.	Muskelaktivitäten	128
7.3.	H-Reflex.....	129
7.4.	TMS	137
7.4.1.	MEP-Amplituden	137
7.4.1.1.	M. Soleus	137
7.4.1.2.	M. tibialis anterior	143
7.4.2.	Silent Period.....	148
Kapitel 8	151
8. Diskussion der Ergebnisse	151
8.1.	Ergebnisse der peripheren Elektrostimulation	151
8.1.1.	Modulation des H-Reflexes	152
8.1.2.	mögliche neuronale Mechanismen	153
8.1.2.1.	Fazilitierung der H-Reflexamplitude.....	157
8.1.2.2.	Synaptische Effektivität	160
8.1.2.3.	Reziproke Inhibition.....	161
8.1.2.4.	Rekurrente Inhibition (RI)	164
8.1.2.5.	Präsynaptische Inhibition.....	167
8.1.2.6.	Antizipatorische Einstellungen.....	173
8.1.2.7.	Zusammenfassung der möglichen neuronalen Mechanismen	174
8.1.3.	Funktionelle Signifikanz.....	176
8.2.	Ergebnisse der transkraniellen magnetischen Stimulation	180
8.2.1.	Effekte der TMS	181
8.2.2.	Modulation der Soleus-MEPs	181
8.2.3.	Postexzitatorische Innervationsstille	187
8.2.4.	Differentielle Effekte der TMS auf den Tibialis und den Soleus	189
Kapitel 9	194
9. Zusammenfassung und Ausblick	194
Literaturverzeichnis	198
Lebenslauf	Fehler! Textmarke nicht definiert.
Danksagung	221
Erklärung	222

Abbildungsverzeichnis	Seite
Abb.1: zerebraler Kortex	9
Abb. 2: Homunculus nach Penfield und Rasmussen	10
Abb. 3: mittels TMS generiertes Mapping von 4 Muskeln der oberen Extremität (Wassermann et al., 1992)	11
Abb 4: Veränderung von Neuronenentladungen in Abhängigkeit von der Richtung (Georgopoulos in Porter & Lemon, 1993)	13
Abb. 5: laminäre Aufbau des Brodmann Areal 4 (BA 4) (Zilles, 2006)	14
Abb. 6: Bau einer Muskelspindel (Trepel 2004)	18
Abb. 7: Verlauf und Kreuzung deszendierender Bahnen im Rückenmark und Verschaltungsprinzipien. (modifiziert nach Trepel 2004)	19
Abb. 8: verschiedene Formen der Hemmung: a) rekurrente Hemmung (Trepel, 2007) b) reziproke antagonistische Hemmung (mod. nach Lehmann Horn, 2007)	21
Abb. 9: Verschaltung eines Dehnungsreflexes (Wiesendanger, 2005)	24
Abb. 10: Der H-Reflex, A: Schema des H-Reflexes B: Beispiel eines evozierten H-Reflexes im Elektromyogramm eines Muskels (modifiziert nach Zehr, 2002)	27
Abb.11: Depolarisation durch elektrisches Gradientenfeld. E= elektrische Feldstärke (modifiziert nach Weyh & Siebner, 2007)	29
Abb. 12: Prinzip der magnetischen Stimulation. (Šarabon, 2004)	31
Abb. 13: Beispiele der quantitativen Beziehung zwischen Stimulationsintensität und MEP (Capaday, 1997)	32
Abb. 14: Beziehung zwischen Hintergrund EMG und MEP-Amplitude (Kischka, 1993)	33
Abb. 15: Entwicklung der Schwelle der MEP-Auslösung in Abhängigkeit vom Hintergrund-EMG. (Capaday, 1997)	34
Abb. 16: Beispiel für Reflexmodulation (M. soleus) während Lokomtionsbewegungen (nach Capaday & Stein, 1987)	44
Abb. 17: Versuchsaufbau bei Sefton et al. (2007).	48
Abb. 18: mögliches Verschaltungsmuster nach Taube (2006)	63
Abb. 19: Beispiele individueller Koordinationsstrategien eines Probanden	69
Abb. 20: Beispiele interindividueller Koordinationsstrategien von drei Probanden	69
Abb. 21: aufgenommene Parameter der Untersuchung	77
Abb. 22: Kistler Kraftsensor (Typ 9602)	78
Abb. 23: NI DAQ-Card (Typ 6024E)	78
Abb.24: Kistlerelement hinter Fußplatte und Bewegungsdimensionen	79
Abb. 25: Relevante Parameter der Auswertung der Kraftkomponenten	80

Abbildungsverzeichnis

Abb. 26: Erzeugung des Elektromyogramms durch MUAPs	82
Abb. 27: Schematische Darstellung der Elektrodenanordnung von Oberflächenelektroden über einem Muskel	83
Abb. 28: a) Position der Elektroden auf der Haut; b) Verdrillung der Elektroden	84
Abb. 29: EMG bei leicht zunehmender Kraftentwicklung (Zschorlich, 1987)	84
Abb. 30: Ausschneiden der relevanten EMG-Daten aus dem Roh-Signal	86
Abb. 31: Weiterverarbeitung des geschnittenen Roh-EMG-Signals aus Abb. 29	87
Abb. 32: Bewegungsschlitten	88
Abb. 33: Fußplatten des Bewegungsschlittens mit Auflagefläche	89
Abb. 34: Verläufe der Kraft in Bewegungsrichtung (Fz) in Abhängigkeit von der Versuchsanzahl	94
Abb. 35: Verläufe der Kraftanstiegssteilheiten der Fz-Kurven aus Abb. 34	95
Abb. 36: Verlaufskurven der Muskelaktivitäten des M. vastus medialis, M. tibialis anterior und des M. soleus zu Beginn und zum Ende der Lernphase eines Probanden.	96
Abb. 37: Aktivitäten des M. vastus medialis (VM), M. soleus (SOL) und M. tibialis anterior (TA) zu Beginn (schwarz) und zum Ende (rot) der Lernphase	97
Abb. 38: Entwicklungen der maximalen Kraftspitzen in Abhängigkeit von der Versuchsnummer.	98
Abb. 39: Anzeigeeinstrument für die Probanden zur Kontrolle des Grads der Vorspannung	99
Abb. 40: Triggerpunkte	101
Abb. 41: Arbeitsschritte zur Bestimmung der Soleus-Aktivität 50 ms vor dem Triggersignal	103
Abb. 42: Muskelaktivität des vastus medialis bei einem Versuch am Schlitten	106
Abb. 43: Gütekriterien für die Gültigkeit eines Versuchs.	107
Abb. 44: Bestimmung der Amplitude aus dem Roh-EMG des M. Soleus.	109
Abb. 45: Beispiel einer Rekrutierungskurve.	110
Abb. 46: a) verwendete Reizspule (MagVenture DB-80); b) Superpositionsprinzip des induzierten Feldes (Thielscher und Kammer, 2002)	111
Abb. 47: 10-20 System der Elektrodenplatzierung	112
Abb. 48 a) absolute Variationen des superioren sulcus centralis in Relation zu Cz (Steinmetz et al., 1989) b) Koordinatensystem unter Berücksichtigung der Neuroanatomie	113
Abb. 49: Beispiel jeweils des Mappings des M. soleus mit amplitudengewichtetem COG	114

Abb. 50: verschiedene Spulenorientierungen und resultierende MEPs des FDI-Muskels (Mills et al., 1992).	115
Abb. 51: Bestimmung der TMS-relevanten Parameter im EMG	116
Abb. 52: Profile der Kräfte in Bewegungsrichtung und der untersuchten Muskulatur im Vergleich der Freiheitsgrade	121
Abb. 53: Kraftverlaufskurven der Kraft in Bewegungsrichtung.	123
Abb. 54: gemittelte Verläufe der Kraftkomponente F_x	124
Abb. 55: gemittelte Verläufe von F_y	124
Abb. 56: Boxplots der Kräfte (F_z, F_y, F_x) in Abhängigkeit von der wirkenden Freiheitsgradbedingung	125
Abb. 57: Verläufe der Kraftänderungsgeschwindigkeit der F_z -Kraft bei 1 und 3 DoF.	126
Abb. 58: Mittelwerte und Standardabweichungen des positiven Peaks der Kraftänderungsgeschwindigkeit beider Bedingungen.	127
Abb. 59: Boxplots der Muskelaktivitäten in Abhängigkeit von der wirkenden Freiheitsgradbedingung.	128
Abb. 60: Verlaufskurven des EMGs zum Zeitpunkt des H-Reflexes	130
Abb. 61: Entwicklung der H-Reflex-Amplituden aller Probanden	131
Abb. 62: Mittelwerte der H-Reflex-Amplitude	132
Abb. 63: synaptische Effektivität beider Bedingungen (1 & 3 DoF) bei Z1 und Z2	135
Abb. 64: Soleus H-Reflex-Amplituden und Soleus-Hintergrundaktivität	136
Abb. 65: Verlaufskurven des EMGs zum Zeitpunkt des MEPs.	137
Abb. 66: gemittelte MEP-Amplituden des M. soleus bei 1 & 3 DoF zu Z1 und Z2	138
Abb. 67: Entwicklung der MEP-Amplituden aller Probanden	140
Abb. 68: Übersicht über die Veränderungen der Soleus-MEPs (Netto-Effekt)	143
Abb. 69: gemittelte Verlaufskurven des M. tibialis anterior zum Zeitpunkt der Stimulation	144
Abb. 70: MEP-Amplituden des M. tibialis anterior	145
Abb. 71: Entwicklung der MEPs aller Probanden	146
Abb. 72: Übersicht über die Veränderungen der TA-MEPs (Netto-Effekt)	148
Abb. 73: Veränderungen der postexzitatorischen Innervationsstille	149
Abb. 74: repräsentative Verlaufskurven des M. Soleus bei der Stimulation	150
Abb. 75: Schema der rekurrenten Hemmung	165
Abb. 76: Schema der möglichen neuronalen Mechanismen dieser Versuche	175

Tabellenverzeichnis	Seite
Tabelle 1: Kanalverteilung in der Datenverwaltung	76
Tabelle 2: Bedingungen innerhalb des Versuchs	89
Tabelle 3: Einzelsitzungen der Versuche und deren Inhalte	91
Tabelle 4: Versuchsablauf der H-Reflex-Studien am M. Soleus	92
Tabelle 5: Versuchsablauf der TMS-Studien am M. Soleus und M. tibialis anterior	92
Tabelle 6: Zeiten vom Ansatz der Muskelaktivität im vastus medialis bis zum Triggersignal	105
Tabelle 7: Ergebnisse der maximalen Peaks der Kräfte	124
Tabelle 8: maximale Kraftänderungsgeschwindigkeiten und Zeitpunkte bis zum Erreichen	127
Tabelle 9: Aktivitäten der untersuchten Muskulatur	129
Tabelle 10: Soleus H-Reflex-Amplitude unter den verschiedenen Bedingungen	130
Tabelle 11: M-Wellen normalisierte Soleus H-Reflex-Amplitude	133
Tabelle 12: Soleus Aktivitäten unter den verschiedenen Bedingungen	134
Tabelle 13: H-Reflex-Amplitude normalisiert anhand der Referenzversuche	135
Tabelle 14: Soleus MEPs unter den verschiedenen Bedingungen	138
Tabelle 15: Soleus MEPs der Referenz- (Ref) und Schlittenversuche	139
Tabelle 16: Soleus Aktivitäten unter den verschiedenen Bedingungen	141
Tabelle 17: MEP-Amplitude normalisiert anhand der Referenzversuche	142
Tabelle 18: MEPs des TA unter den verschiedenen Bedingungen	144
Tabelle 19: TA-Aktivitäten unter den verschiedenen Bedingungen	147
Tabelle 20: TA-MEP-Amplitude normalisiert anhand der Referenzversuche	147
Tabelle 21: Silent Period des M. soleus unter den verschiedenen Bedingungen	149
Tabelle 22: Entwicklungen der Aktivitäten der untersuchten Muskulatur 50 ms vor der Stimulation	154

Abkürzungsverzeichnis

α -MN	α -Motoneuron
AgCl	Silberchlorid
DoF	Degrees of Freedom (eng.), Freiheitsgrade
ebd.	ebenda, wie vorgenannt
EMG	Elektromyographie
EMR	evoked motor response (=MEP)
EPSP	excitatory postsynaptic potentials (eng.), erregende postsynaptischen Potentiale
et al.	et alii (lat.), und andere
F	Force, Kraft
F _x	Horizontalkraft
F _y	Vertikalkraft
F _z	Kraft in Bewegungsrichtung
γ -MN	γ -Motoneuronen
G Ω	Giga Ohm
H-Reflex	Hoffmann Reflex
iEMG	integriertes EMG
Hz/ MHz	Hertz/ Megahertz
M.	musculus (lat.), Muskel
MEP	motorische evoziertes Potential
Mm.	Musculi (lat.), Muskeln
Max	Maximum
Min	Minimum
mod.	modifiziert
MUAP	motor unit action potential

Abkürzungsverzeichnis

m/ s	Meter/ Sekunde, Leitungsgeschwindigkeit
mVs	Millivolt*Sekunde
MW	Mittelwert
Mm	Mikrometer
mV	Milli-Volt
n	Anzahl Versuchspersonen
N	Newton
N.	Nervus (lat.), Nerv
NE	Netto-Effekt der TMS (s. Schubert et al., 1997)
ns	nicht signifikant
p	Wahrscheinlichkeitswert
PSI	präsynaptische Inhibition
s.	siehe
STD	Standardabweichung
SE	synaptische Effektivität (s. Capaday, 2004)
SOL	M. soleus
TA	M. tibialis anterior
u.a.	unter anderem
vgl.	Vergleiche
VM	M. vastus medialis
ZNS	Zentralnervensystem

Abstract

Einleitung: Die Stabilisierung von Gelenken ist angesichts der Redundanz des motorischen Apparates elementar für ein zielorientiertes Handeln in Sport und Alltag. Die Interaktion mit der mechanischen Umwelt im jeweiligen Bewegungsvollzug erzeugt dabei variierende Herausforderung an die Kontrolle der aktiven Komponenten zur Sicherung der Gelenk-Stabilität. Der Beitrag Ia-afferenter und kortikospinaler Leitungsbahnen bei der Kontrolle der motoneuronalen Aktivität stabilisierender Muskulatur variiert je nach Aufgabe und Umweltkontext. Der Effekt von Instabilität einer Bewegungsaufgabe auf die Regulation des spinalen Reflexsystems sowie kortikospinaler Leitungsbahnen ist bisher jedoch ungenügend geklärt.

Methoden: Diese Arbeit basiert konzeptionell auf einem Wechsel der mechanischen Freiheitsgrade (DoF) unter denen eine einfache Bewegungsaufgabe (unilaterale Beinextension) ausgeführt wurde. Einundzwanzig Probanden mussten auf einem speziell entwickelten Bewegungsschlitten ballistisch Kraft produzieren. Die Aufgabe selbst war dabei entweder durch 1 (stabile Bedingung) oder 3 (instabile Bedingung) DoF beeinflusst. Um Veränderungen in Ia afferenten Leitungsbahnen zu beurteilen wurde die H-Reflex-Technik angewandt, zur Beurteilung der Änderungen in kortikospinalen Bahnen wurde die transkranielle Magnetstimulation (TMS) genutzt. Zur Messungen der Antworten auf die TMS-Stimulationen wurden elektromyographische Messungen des M. soleus und des M. tibialis anterior zu Bewegungsbeginn und während der Bewegungs Ausführung gemacht. Durch eine Normalisierung anhand des Hintergrund-EMGs und mittels Kontrollversuchen wurden die gemessenen neuromuskulären Antworten auf die Stimulationen vergleichbar gemacht. Zusätzlich wurden die Aktivitäten der beiden Muskeln und des M. vastus medialis berechnet.

Ergebnisse: Die Aktivitäten der drei untersuchten Muskeln zeigten jeweils einen Anstieg in der instabilen (3 DoF) Bedingung im Vergleich zur stabilen (1 DoF). Überdies sanken die maximal exerzierbaren Kräfte bei 3 DoF. Die Soleus-H-Reflexe zeigten sich jeweils an die Bedingung und den Testzeitpunkt adaptiert. Die initiale Phase der stabilen 1 DoF-Bedingung zeigte hohe normalisierte Amplituden, welche im Verlauf der Bewegung sowie in der 3 DoF-Bedingung eine deutliche Reduktion erfuhren. Im Gegensatz dazu zeigten die durch TMS evozierten Potentiale des Soleus die höchsten normalisierten Amplituden in der initialen Phase der 3 DoF-Bedingung und im Vergleich dazu reduzierte Potentiale im Verlauf der Bewegung und bei 1 DoF. Der Tibialis wies reziproke Muster zum Soleus auf, welche sich in höheren TMS-Antworten in der initialen Phase bei 1 DoF im Vergleich zu 3 DoF äußerten. Die Auswertung der postexzitatorischen Innervationsstille nach TMS beim SOL offenbarte zudem deutliche Anstiege im Bewegungsverlauf im Vergleich zum Bewegungsbeginn, jedoch nicht im Vergleich der getesteten Bedingungen.

Schlussfolgerungen: Die Reduktion der Soleus-H-Reflexamplituden bei 3 DoF reflektiert die Wirkung präsynaptisch hemmender Mechanismen. Diese können funktionell bedeutsam sein, um eine übermäßige Aktivität der Ia-afferenten Bahnen zum motoneuronalen Pool zu regulieren. Der Anstieg des Beitrags kortikospinaler Leitungsbahnen bei 3 DoF kann auf eine erhöhte Kontrolle supraspinaler Strukturen bei der Kontrolle der Aktivität des Soleus hindeuten. Die verlängerte postexzitatorische Innervationsstille im Vergleich von Bewegungsbeginn und –verlauf stützen diese Annahme. Die reziprok geprägten Muster des M. tibialis sind auf das antagonistische Verhältnis der beiden Muskeln zurückzuführen. Die Wirkung antizipatorischer Mechanismen durch die Natur der Aufgabe gilt als mitentscheidend.

Schlagwörter: H-Reflex, TMS, M. soleus, M. tibialis anterior, Freiheitsgrade, funktionelle Gelenkstabilisierung

Kapitel 1

1. Einleitung

“The importance of muscular action and coordination to animals in general can best be appreciated by asking any child the difference between animals and plants: animals move and plants do not. Despite a few curious exceptions, it can generally be said that the unique end product of the animal nervous system is controlled motion, whether it be autonomic activity such as blood circulation and digestion or voluntary activity such as catching food or expressing thoughts.” (Loeb, 2004)

Leben äußert sich oftmals durch Bewegung (Wiesendanger, 2005). So sind Lokomotionsbewegungen, Handfertigkeit, Nahrungsaufnahme, Lautäußerungen und, besonders beim Menschen, auch Gestik und Sprache elementare Bestandteile des Seins (ebd.). Um diese grundlegenden Funktionen zu sichern, ist die Erhaltung oder Wiedererlangung der körperlichen Leistungsfähigkeit Bestandteil von Rehabilitationsmaßnahmen oder präventiven Programmen.

Zur Verbesserung der körperlichen Leistungsfähigkeit werden entsprechende Belastungsreize benötigt, die in einer Folgekette agieren:

Belastung → Störung der Homöostase → Anpassung → erhöhter Funktionszustand (Weineck, 2004).

Entscheidende Einflussfaktoren sind die Qualität (Reizintensität, Reizdichte) und die Quantität (Reizdauer, Reizumfang, Reizhäufigkeit) des Reizes (ebd.). Die Belastungen wirken auf die Muskeln, Bänder, Knochen und Gelenke, zielen aber auch auf das Herz, das Blut-Kreislaufsystem, die Atmung und das Lungenvolumen ab. Kognitive Komponenten wie Verarbeitungsprozesse und psychologische Komponenten sind ebenfalls zu nennen (ebd.).

Die Analyse der körperlichen (sportlichen) Leistung ist u.a. Gegenstand der Sportwissenschaft. Das Wissen um die Leistungsfähigkeit und den Zusammenhang assoziierter Komponenten begründet z.B. die genauere Definition von Trainingszielen (Hohmann et al., 2002). In einem Modell der sportlichen Leis-

tung benennen Hohmann, Lames und Letzelter (2002) mit Bezug auf Ehlenz, Grosser und Zimmermann (1985)¹ folgende Komponenten:

- Technik (koordinative Fähigkeiten, Bewegungsfertigkeiten)
- Taktisch-kognitive Fähigkeiten
- Äußere Bedingungen (Umgebung, Familie)
- Psychische Fähigkeiten
- Anlage, Konstitution, Gesundheit
- Kondition (Ausdauer, Beweglichkeit, Kraft, Schnelligkeit).

Alle Faktoren müssen geschult werden, da sie in ihrer Wirkung voneinander abhängen (Hohmann, Lames & Letzelter, 2002). So ist z.B. eine gute Kondition nicht wirksam ohne die passende Koordination. Die gezielte Aktivierung von bewegungs- und somit leistungsrelevanten Muskeln ist daher als elementar einzustufen. Diese gezielte Innervation führt bei Übungsprozessen zu Ökonomisierung der Arbeit der Muskulatur (Zschorlich, 1987), welche sich u.a. in Verbesserungen der intra- und intermuskulären Koordination äußern (Hollmann & Strüder, 2009). Das Ergebnis des Übungsprozesses ist eine Leistungssteigerung (koordinative Komponente der Leistungsfähigkeit).

In der sportwissenschaftlichen Praxis können mittels Elektromyographie (EMG) die koordinativen Aspekte anhand der Registrierung von Muskelaktivitäten erfassbar gemacht und somit eine detaillierte Beurteilung des Beitrags einzelner Muskeln bei einer Bewegungsrealisation ermöglicht werden (Zschorlich, 1987). Das Verfahren eignet sich, Erregungs- und Kontraktionszustände der Skelettmuskulatur zu erfassen, welche auf Veränderungen elektrischer Potentiale an der Muskelfasermembran zurückzuführen sind (De Luca, 1997). Es können so konditionelle (Viitasalo & Komi, 1981) und koordinative (Zschorlich, 1987) Aspekte einer Bewegung untersucht werden.

¹ Es muss erwähnt werden, dass dies nur ein Modell darstellt. Weitere Ansätze finden sich u.a. in Hohmann, Lames, Letzelter (2002)

Die Aufgabe eines Muskels im Prozess der Bewegungsrealisation kann dabei unterschiedlich sein. Nemessuri (1968) klassifizierte die Muskelfunktionen folgendermaßen:

- Fixatorfunktion (Stabilisierung der Gelenke)
- Kinetorfunktion (Produktion der Antriebskräfte)
- Modulatorfunktion (Regelung der Bewegungsausführung).

Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass die Funktionen nicht immer klar gegeneinander abgrenzbar sind (Zschorlich, 1997) und auch Funktionswechsel während einer Aufgabenerfüllung vorkommen können (Zschorlich, 1987).

Die Koordination der Muskelaktivitäten in funktionell bedeutenden Situationen ist komplex und erfolgt auf der Grundlage der Aufgabenerfüllung. Die Merkmale eines koordinierten Ablaufes benennt Zschorlich (1987):

- Koinzidenz der Muskelaktivität mehrerer Muskeln
- Relaxation des Muskels in der antagonistischen Phase.

Aus funktioneller Sicht ist mit diesen Grundprinzipien der Muskelfunktion und -koordination die Kontrolle der Redundanz motorischer Aktionen („motor redundancy“) verbunden (Sporns und Edelman, 1993), besser bekannt als das Bernstein-Problem (Turvey, 1990; Sporns und Edelman, 1993; Latash, 1996). Als ein Beispiel kann das Berühren der Nasenspitze mit dem Zeigefinger fungieren. Diese Bewegung ist unter einer Vielzahl von Gelenkstellungen möglich. Im übertragenen Sinn bedeutet dies, dass nicht nur eine Lösung für die motorische Aufgabe existiert, sondern eine Vielzahl (unendlich viele) von Lösungen möglich sind. Bernstein (1967, S. 127) selbst benennt den Prozess motorischer Koordination als: „the process of mastering redundant degrees of freedom of the moving organ, in other words its conversion to a controllable system“. Die Anzahl der Freiheitsgrade eines Organs kann dabei größer sein als die Dimension des umgebenden Raumes (Sporns und Edelmann, 1993; Todorov & Jordan 2002). Bei dem gegebenen Beispiel der Nasenspitzenberührung geschieht die Bewegung in einem dreidimensionalen Raum, das ausführende Organ (der Arm)

besitzt aber mindestens sieben Rotationsachsen (drei bei der Schulterrotation: Flexion- Extension, Abduktion-Adduktion, internale-externale Rotation; eine Achse bei der Ellenbogenrotation: Flexion-Extension; zwei Achsen bei der Handgelenksrotation: Flexion-Extension, ulnare-radiale Verdrehung; und eine gemeinsame Rotationsachse von Ellenbogen und Handgelenk: Pronation-Supination) (Latash et al. 2003b; Latash 2008). Die Kontrolle solcher redundanten DoFs geschieht aktiv auf neuromuskulärer Ebene (Kornecki et al., 2001, Wübbenhorst & Zschorlich 2011). Über die gemeinsame Aktion von Muskeln können zu bestimmten Zeitpunkten aktive Beschränkungen („constraints“) geschaffen werden (ebd.), welche die unnötigen DoFs und damit eine ungewünschte Mobilität, der an einer Bewegung beteiligten Gelenke, einschränken (Kornecki & Zschorlich, 1994). Für die aktive Beschränkung sind dabei Prozesse der funktionellen Gelenkstabilisierung verantwortlich, welche auf der Grundlage adaptiver, situationsbedingter Veränderungen der muskulären Beiträge auf die jeweilige Situation reagieren können (Kornecki, 1992). In der Theorie liegt diesen Prozessen die Existenz unterschiedlicher struktureller Koordinationsebenen zugrunde, welche auf der Basis sensorischer Korrekturen die Bewegungskoordination regulieren (Bernstein 1975, S. 13).

Unter diesen Gesichtspunkten stellt sich die Frage, in welcher Form die bei einer Bewegung unnötigen Freiheitsgrade kontrolliert werden. Ferner ist von Interesse, in welcher Form einzelne Ebenen die Koordinationsleistung des motorischen Systems beeinflussen und welche funktionellen Zusammenhänge in den Steuerungs- und Regulationsprozessen existieren.

Die folgenden Ausführungen zielen auf eine Beantwortung dieser Fragen ab. Der experimentelle Teil ist unter den diesen Gesichtspunkten durchgeführt worden.

1.1. Zielstellung

Ausgangspunkt dieser Arbeit ist die Annahme, dass mit wechselnden biomechanischen Bedingungen bei gleichen willkürlichen Bewegungen auch Modulationen auf neuronaler Ebene stattfinden, um auf die veränderten Bedingungen zu reagieren. Die Ursachen dieser neuronalen Modulationen können in den verschiedenen Zentren des Nervensystems liegen. In der Literatur finden sich diesbezüglich immer wieder Hinweise auf fehlende oder ungenaue Kenntnis über die Verhältnisse bei der Beteiligung verschiedener Zentren an der neuromuskulären Stabilisierung von Bewegungen der unteren Extremität (u.a. Solopova et al., 2003; Taube et al., 2006; Lavoie et al., 1995, Sefton et al., 2007, Finley et al. 2012). Bisher ungenügend geklärt ist die Frage nach spinalen und zentralen Beteiligungen an Stabilisierungsbewegungen am Sprunggelenk. Besonders bei der willkürlichen Stabilisierung zeigen sich Tendenzen für zunehmend zentrale kortikale Beiträge an der Aufrechterhaltung von Stabilität (Solopova et al., 2003; Lavoie et al., 1995). Zusätzlich finden sich Aussagen, dass der Beitrag Ia-afferenten Feedbacks bei der Stabilisierung des Fußgelenks mit zunehmendem Grad an Instabilität einer stärkeren Kontrolle unterliegt, was sich in verminderten Reflexamplituden äußert (Llewellyn et al., 1990; Sefton et al., 2007). Im Gegensatz dazu zeigten andere Studien vergrößerte Reflexamplituden bei Interaktionen mit instabilen Umweltbedingungen (Krutky et al. 2010). Auf dieser Basis stellt sich die Frage nach den neuronalen Strategien des motorischen Systems bei gleichen Aufgaben mit wechselnden Stabilisierungsbedingungen. Dabei sind hinter den verschiedenen muskulären Parametern als Reaktion auf sich unterscheidende Stabilisierungsbedingungen unterschiedliche neuronale Mechanismen anzunehmen. Die Kontrolle einer variierenden Anzahl von wirkenden Freiheitsgraden stellt in diesem Zusammenhang besondere Anforderungen an den Bewegungsapparat (u.a. Bober et al., 1982; Kornecki & Zschorlich, 1994; Kornecki et al., 2001, Wübbenhorst & Zschorlich 2011).

Das Ziel dieser Arbeit ist daher die Evaluation dieser neuronalen Veränderungen bei verschiedenen Graden der Instabilität am Fußgelenk. Die nähere Bestimmung der Beiträge zentraler und peripherer Koordinationsebenen bei der Stabilisierung, soll einen Einblick in die Lösungsstrategien des motorischen Systems bei einer willkürlichen Stabilisierungsaufgabe geben.

Gegenstand dieser Untersuchung sind unilaterale willkürliche ballistische Bewegungen der unteren rechten Extremität. Durch die Übertragung der erzeugten muskulären Kraft des Probanden auf ein externes System (s. Methodenteil) über die Verbindung mit dem Fußgelenk in Form einer geschlossenen kinetischen Kette, wurde eine aktive Stabilisierung der Bewegung notwendig. Ferner wurde diese Form der Interaktion durch variierende mechanische Bedingungen beeinflusst.

Kapitel 2

2. Grundlagen

Motorische Prozesse werden durch komplexe zentrale als auch periphere Abläufe bestimmt. Viele Faktoren wie die Gestalt der Umgebung, die extern wirkenden Kräfte, die Struktur des biologischen Systems (z.B. knöchernes Arrangement, segmentale Organisation), der psychologische Zustand und die Natur der zu vollführenden Aufgabe spielen entscheidende Rollen bei der Interaktion zwischen dem biologischen System und der Umwelt (Enoka, 1994).

Higgins (1985) konstatiert:

„Movement is inseparable from the structure supporting it and the environment defining it.“

2.1. Sensomotorik

Unter dem Begriff Sensomotorik wird die Fähigkeit eines Organismus verstanden, sich in seiner Umwelt zu bewegen und mit ihr zu interagieren. Im erweiterten Sinne spricht man in diesem Zusammenhang von der Sensomotorik als Ausdruck der Interaktion von sensorischen Informationen und Motorik. Bruhn (2003) beschreibt die Leistung des sensomotorischen Systems als eine integrative Verarbeitung zentraler Bewegungsprogramme und peripherer Rückmeldungen zur Erzeugung von Aktivierungsmustern für die Ansteuerung der Muskulatur. Dietz (1992) betont zudem, dass erst die integrativen Leistungen aller Bereiche des sensomotorischen Systems situationsadäquate Muskelaktionen und damit eine aufgabenspezifische Bewegungskoordination gewährleisten.

Motorik gilt als zielgerichtet. Sie wird als Antwort auf eine Vielzahl von Signalen gesehen, die durch verschiedene Verschaltungsinstanzen als sichtbaren Output die Bewegung selbst hervorbringen (Illert & Kuhtz-Buschbeck, 2006). Der Handlungsantrieb selbst kann bewusst als auch unbewusst sein. Dabei stellen diese beiden Zustände unterschiedliche Anforderungen an das motorische System und zeigen auch in der Analyse zentralmotorischer Prozesse deutlich ausgeprägte Unterschiede (ebd.).

Um eine derart komplexe Kontrolle zu ermöglichen, ist eine Vielzahl von Strukturen involviert, die in ihrer Gesamtheit das motorische System bilden und auf verschiedenen Ebenen des Nervensystems organisiert sind. Haltung und Bewegung werden innerhalb dieses Systems nicht als Gegensätze angesehen, sondern als Bestandteile koordinierten Handelns (Lehmann-Horn 2007).

Die Funktion des motorischen Systems besteht in der Übersetzung von Nervenimpulsen in die Kontraktionskraft des Muskels, was die eigentliche Bewegungsverrealisation ermöglicht. Die Bewegungen selbst können unterschiedlich ausfallen. Grundsätzlich werden drei Arten von Bewegungen unterschieden: die Reflexbewegungen, rhythmische Bewegungen und Willkürbewegungen (Ghez & Gordon, 1996).

Reflexe (s. Punkt 2.2.2.2.) zeichnen sich durch einfache motorische Verhaltensweisen aus. Sie sind am wenigsten willkürlich kontrolliert und zeigen schnelle, stereotype Reaktionen. Sie resultieren aus physiologischen „Grundverschaltungen“ oder durch Lernen hergestellte Verbindungen (Loosch, 1999). Bei den **rhythmischen Bewegungsmustern** vereinen sich Merkmale von Willkürhandlungen und Reflexen. Grundsätzlich werden nur Anfang und Ende der Bewegung bewusst gesteuert. Einmal ausgelöst läuft die Bewegung nahezu reflexhaft ab. Die **Willkürbewegungen** stellen die funktionell anspruchsvollste Klasse dar. In ihr werden alle komplexen Bewegungen zusammengefasst, die bewusst gesteuert sind. Merkmale dieser Klasse sind, dass alle Bewegungen zweckbestimmt und zielgerichtet sind sowie erlernt wurden. Willkürbewegungen besitzen einen Handlungscharakter, d.h. sie sind zielgerichtet, unterliegen einer bewussten Planung und Korrektur (Loosch, 1999). Die Ausführung der Bewegung selbst kann dabei durch Übung verbessert werden (ebd.).

In der Hierarchie motorischer Systeme werden verschiedene Instanzen unterschieden: zentralmotorische Zentren (Kortizes, Basalganglien, Cerebellum, Thalamus), der Hirnstamm, die Wirbelsäule (Greenman, 2005; Ghez & Gordon, 1996) und die Muskulatur als effektorisches Organ (Pinel, 2001). Bei der Entstehung einer willkürlichen Bewegung sind alle Instanzen involviert. Durch ihre verschiedenen differenzierten Regelungsmechanismen wird es möglich, exakte, fein abgestufte Bewegungen auszuführen und auf Einflüsse von Außen zu reagieren.

zerebraler Kortex

Der zerebrale Kortex beschreibt die Großhirnrinde und wird neuroanatomisch in vier Felder unterteilt: Frontallappen, Parietallappen, Okzipitallappen und Temporallappen. Untereinander sind die Lappen durch verschiedene Sulci (Furchen der Großhirnrinde) und Gyri (Gehirnwindungen) voneinander getrennt (Trepel, 2004).

Die wichtigste Furche ist der sulcus centralis, welche den Frontallappen vom Parietallappen trennt. Der Frontallappen ist unter anderem Sitz des motorischen Kortex (MI) sowie des supplementären motorischen Areals (SMA) und des prämotorischen Kortex (PM), welche bei der Bewegungsausführung und –regelung entscheidende Funktionen erfüllen (ebd.). Zudem spielt er bei der neuroanatomischen Bestimmung kortikaler Strukturen eine entscheidende Rolle (s. Punkt 6.9.).

Der von lateral gesehen kaudal vom sulcus centralis gelegene Parietallappen ist Sitz des primär sensorischen Kortex (SI) und des zingulär motorischen Areals (CMA) und besitzt große Bedeutung für afferente Feedback-Systeme von peripheren Rezeptoren (Illert & Kuhtz-Buschbeck, 2006). Aus der eingangs erwähnten Synthese von sensorischen und motorischen Informationen zur Bildung von Willkürbewegungen definiert sich das Zusammenspiel der jeweils assoziierten Kortexareale als unabdingbar.

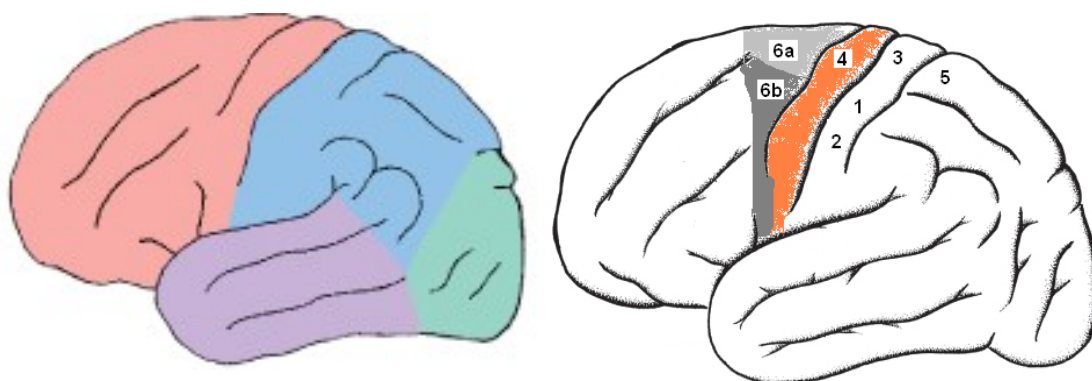


Abb.1: zerebraler Kortex a) Gliederung des zerebralen Kortex: rot: Frontallappen; blau: Parietallappen; violett: Temporallappen; grün: Okzipitallappen; b) Brodmann Areale: 1,2,3,5: Areale des sensorischen Kortex; 4: motorischer Kortex; 6a: supplementärmotorisches Areal (hier sichtbar dargestellt; eigentliche Lokalisation im Hemisphärenspalt); 6b: prämotorischer Kortex (modifiziert nach Trepel 2004)

Grundlegendes Merkmal der primären (MI) und sekundären (SI, SMA, CMA) motorischen Repräsentationsareale ist die **Kontralateralität**, bei der die linke

Hemisphäre die Bewegungen der rechten Körperseite steuert und umgekehrt. Studien zur motorischen Kontrolle belegten jedoch auch Aktivitäten in kortikalen Komponenten ipsilateral zur Bewegung (u.a. Chen et al., 1997).

Zusätzlich spricht man im Zusammenhang der Repräsentation von Bewegungen im Kortex (motorischer und sensorischer Kortex) von dem Konzept einer **somatotopen** Organisation der Areale. Dies beinhaltet, dass Muskeln und Gliedmaßen kategorisch geordnet sind. Je nach Bedeutung des Körperteiles für die Bewegung ist die Repräsentation innerhalb des Kortex größer oder kleiner (Illert & Kuhtz-Buschbeck, 2006). Bekanntestes Beispiel einer somatotopen Gliederung ist der Homunculus von Penfield und Rasmussen von 1952.

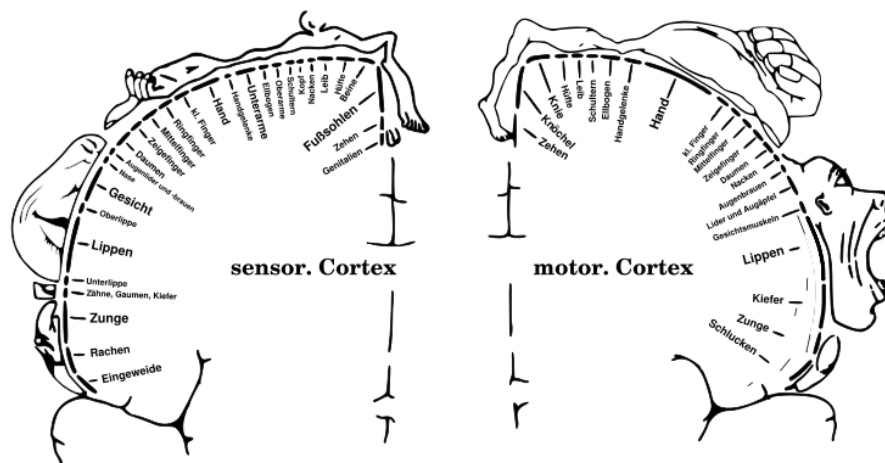


Abb. 2: Homunculus nach Penfield und Rasmussen (Porter & Lemon, 1993, S. 314)

2.1.1. primärer motorischer Kortex (M1)

M1 ist die Zielstruktur für die transkranielle magnetische Stimulation (TMS) in diesen Versuchen. Dessen Bau und Funktion sind Inhalt dieses Abschnitts.

Der Homunculus gilt als anschauliche Darstellung der somatotopen Gliederung des primären motorischen Kortex. Eine strikte und eindeutige Gliederung der Gliedmaßen und der dazugehörigen Muskeln ist jedoch nicht gegeben. Die Analyse kortikaler Maps von M1 (Brodmann-Areal 4) zeigte, dass vier „Key-Features“ entscheidend bei der Betrachtung kortikalen Outputs von Bewegungen sind: multiple Repräsentation, Konvergenz, differentielle Zugänglichkeit und Überlappung („Overlap“) (Porter & Lemon 1993, S. 314).

Multiple Repräsentation gilt als essentielles Organisationsprinzip des motorischen Kortex und besagt, dass eine bestimmte Bewegung von verschiedenen

(oftmals unterbrochenen) Regionen des Kortex evoziert werden kann (ebd.). Bezug nehmend auf das strukturierte Gliederungsprinzip des Kortex kann also nicht von einer strikten somatotopen Einteilung ausgegangen werden.

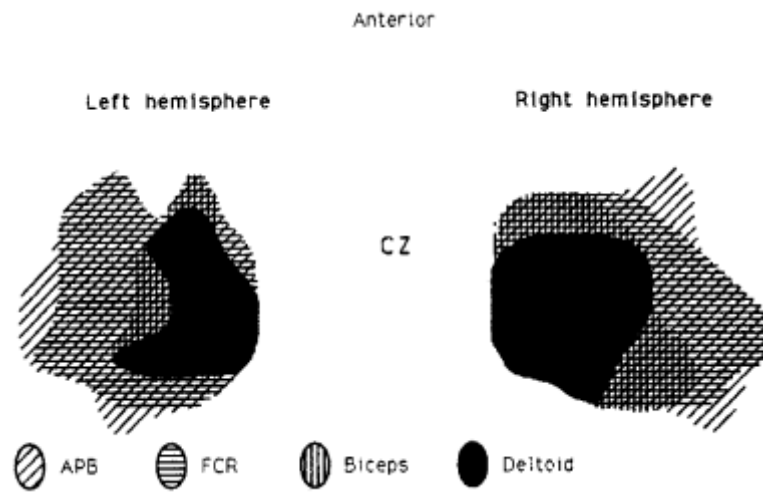


Abb. 3: mittels TMS generiertes Mapping von 4 Muskeln der oberen Extremität. Die Gebiete überlappen einander. (Wassermann et al., 1992)

Der Begriff Konvergenz bedeutet, dass viele Neurone auf ein Neuron projizieren. Somit ist eine Vielzahl sequenzieller und funktioneller Einflüsse auf ein Neuron (z.B. Motoneuron) möglich. Handwerker (2006) schreibt diesem Merkmal zentraler Regulation einen Beitrag zur „Datenübertragungssicherheit“ zu.

Das Prinzip differentieller Zugänglichkeit beschreibt unterschiedliche Grade der Ansteuerungsfähigkeit von Neuronenpopulationen. Dementsprechend belegten Untersuchungen verschiedener Muskeln, dass in distalen Muskelgruppen größere Amplituden der evozierten Potentiale nachweisbar und auch die Schwellen dieser Muskelgruppen geringer waren als bei proximalen Muskeln (Wassermann et al., 1992).

Das Phänomen des ‚Overlaps‘ beschreibt einen divergenten Einfluss motorischer Repräsentationsareale und stellt ein besonderes Merkmal der kortikalen Einflussnahme dar. Ein Muskel ist demnach nicht in einem einzigen Gebiet vertreten, sondern wird zusätzlich noch durch die Innervation benachbarter oder funktionell synergistischer Muskeln aktiviert (Capaday, 2004). Kortikale Stimulationen eines Muskels tendieren gemäß dieses Prinzips dazu, Kontraktionen verschiedener Stärke in mehreren Muskeln zu produzieren (Porter & Lemon, 1993, S. 325).

Die Grundlage der vorliegenden Arbeit stellt die Betrachtungen willkürlicher Bewegungen dar, welche unter anderem durch magnetische Stimulationen von M1 analysiert werden sollen. Ein Grundverständnis der allgemeinen Funktionsweise von M1 ist daher unabdingbar. Der Einfluss des primären motorischen Kortex auf die Bewegungskontrolle konnte durch die Identifikation bewegungsassoziiierter Parameter näher definiert werden. Grundlage dafür sind die Entladungsmuster von verschiedenen Neuronen (Porter & Lemon, 1993, S. 210). Das so genannte ‚neuronale Coding‘ klassifiziert dabei verschiedene Neuronenpopulationen, die sich untereinander je nach Parameter unterscheiden (Fetz, 1994).

Gemessen an der Feuerungsrate bei ramp-and-hold Tests erkannten Cheney & Fetz (1980) vier kortikale Zelltypen: phasisch-tonische, tonische, phasisch-ramp und ramp. Bei statischer Arbeit waren alle vier Zelltypen aktiv. Tonische Zellen feuerten mit einer konstanten Rate, während „ramp“-Zellen stetig ansteigende Entladung zeigten. Bei Variation der Bewegungsaufgabe durch verschiedene Drehmomente erkannten die Autoren, dass die Zellen eine größere Abhängigkeit von der exerzierten Kraft, als von der Bewegungsgeschwindigkeit oder dem Grad der Verlagerung aufwiesen (ebd.). Als Reaktion auf die veränderten Kraftbedingungen reagierten die Zellen verstärkt durch eine erhöhte Feuerungsrate und nicht durch Rekrutierung zusätzlicher Zellen (ebd.) Zu gleichen Ergebnissen gelangten auch Evarts et al. (1983). Auch sie erkannten, dass bei der Feinkontrolle der Kraft die Frequenzmodulation „is a major mechanism by which PTN (Neurone des pyramidalen Traktes, Anm. d. Verf.) output controls levels of muscular contraction“. Wannier et al. (1991) zeigten zusätzlich an Primaten, dass die Frequenzmodulationen in Abhängigkeit von der Kraft besonders mit Neuronen des motorischen Kortex korrelieren.

Betrachtungen von Neuronenentladungen bei Verlagerung der in eine Bewegung involvierten Gliedmaßen zeigten einen Zusammenhang mit der Bewegungsrichtung (Porter & Lemon, 1993; Kalaska et al., 1989). Die Entladungen der Zellen veränderten sich dabei je nach einer bevorzugten Bewegungsrichtung, unabhängig von der Position des zu erreichenden Ziels (Georgopoulos, 1986). Bestimmte neuronale Zellpopulationen des motorischen Kortex besitzen verschiedene bevorzugte Richtungen (ebd.). Die Bewegung eines Körpergliedes in eine vorgegebene Richtung zieht die Entladung bestimmter Zellen nach

sich (Ashe & Georgopoulos, 1994). Jede Zelle besitzt ihre eigene bevorzugte Richtung (Krakauer & Ghez 2000).

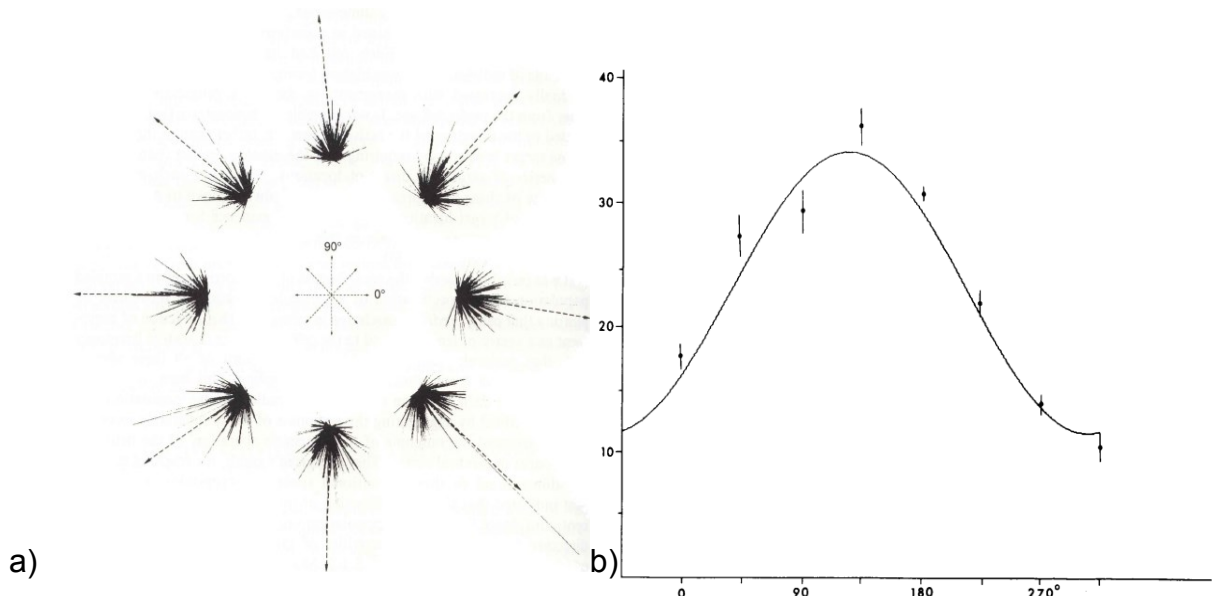


Abb. 4: Veränderung von Neuronenentladungen in Abhängigkeit von der Richtung a) Richtungsvektor von Neuronenpopulationen; b) directionale Kurve der Entladung einer Zelle bei Veränderung der Richtung (Georgopoulos in Porter und Lemon 1993)

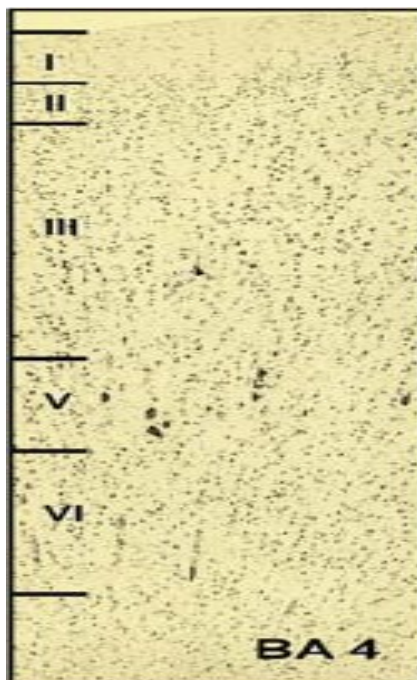
Porter & Lemon (1993, S. 233) ergänzen, dass die Codierung in verteilter Form stattfindet, so dass jede Zelle nur ein Teil der Information beiträgt und nur das Ensemble der Zellen zusammen die Bewegungsrichtung bestimmt.

Kraft und Bewegungsrichtung sind Parameter, die unmittelbaren Einfluss auf die effektive Kontrolle willkürlicher Bewegungen besitzen. Die Feindosierung der Kraft, z.B. um einen Gegenstand greifen zu können, und die dadurch erforderliche Positionsveränderung des Armes werden durch derartige neuronale Kontrolle möglich. Der motorische Kortex selbst ist in diesem Zusammenhang als Summierstelle („summing point“) für viele verschiedene Einflüsse anzusehen (Porter & Lemon, 1993, S. 349). Capaday (2004) fasst die Funktion von M1 folgendermaßen zusammen:

„The motor cortex is not the locus of motor command decision. It is, rather, ..., the motor command synthesizer and dispatcher.“

Leitung motorisch generierter Signale

Zur Weiterleitung der Signale für die Erzeugung einer Bewegung gibt es verschiedene Bahnen. Diese Faserbahnen des Kortexareals unterteilen sich in drei verschiedene Typen. Die Assoziationsfasern bestehen hauptsächlich aus Pyramidenzellen der Lamina III und verbinden die Bereiche einer Hemisphäre. Die Kommissurenfasern umfassen die Axone der Pyramidenzellen aus Lamina III und IV und verbinden hauptsächlich homologe Kortexbereiche beider Hemisphären. Der dritte Typ sind die Projektionsfasern. Sie verbinden den Kortex mit tiefer gelegenen Kerngebieten im Zwischenhirn und Rückenmark. Gebildet werden sie aus den Axonen von Pyramidenzellen aus Lamina V. Diese Fasern erzeugen **kortikospinale Projektionen** zu den Motoneuronen für die Innervation relevanter subkortikaler Zentren (Illert & Kuhtz-Buschbeck, 2006). Über die o. g. Funktionsweisen der Zellen ist es somit möglich, zur Kontrolle von Bewegungen beizutragen. Der kortikale Output der Zellen zu den subkortikalen Zentren wird dabei vorrangig durch Pyramidenzellen der Lamina V organisiert, welche großflächig im Areal 4 vertreten sind (Trepel 2004).



- Lamina I: - wenige Nervenzellkörper
- Endaufzweigungen von Dendriten aus tieferen Schichten
- Lamina II: - viele kleine Pyramidenzellen
- Interneurone bilden efferente Kontakte mit Dendriten aus tieferen Schichten
- Lamina III: - Interneurone
- zahlreiche Pyramidenzellen unterschiedlicher Größe
- Lamina V: - große bis sehr große Pyramidenzellen
- Axone projizieren zu ipsi- und kontralateralen Arealen und subkortikalen Regionen
- Lamina VI: verschiedene Nervenzellkörper

Abb. 5: laminärer Aufbau des Brodmann Areals 4 (BA 4) (Zilles, 2006)

Die größten Zellen mit einer hohen Nervenleitgeschwindigkeit (50 – 55 m/s) sind die Betzschen Riesenzellen, welche nur in Lamina V des Areals 4 vorkommen (Hess, 2005). Der laminäre Aufbau des Areals stellt ebenfalls eine Be-

sonderheit dar. Weist die Zytoarchitektur im zerebralen Kortex hauptsächlich einen sechsschichtigen Bau auf, so besitzen lediglich der motorische und der vordere zinguläre Kortex einen fünfschichtigen Aufbau (durch das Fehlen von Lamina IV auch als agranulärer Kortex bezeichnet), was als Anpassung an die funktionellen Aufgaben der Areale zu sehen ist (Zilles, 2006). Folglich fehlen die in der inneren Körnerschicht (=Lamina IV) endenden kortikalen Afferenzen aus den Thalamuskernen im agranulären Kortex (Trepel 2004). In Abbildung 3 ist der laminäre Aufbau des motorischen Kortex dargestellt, die Legende der Abb. 3 weist den einzelnen Schichten Charakteristika zu.

Siebner & Ziemann (2007) beschreiben zudem, dass als mögliche neuronale Zielstruktur der transkraniellen magnetischen Stimulation vor allem die in Längsrichtung verlaufenden Axone der Pyramidenzellen (Lamina V) sowie die in Querrichtung verlaufenden horizontalen Faserbündel in Betracht kommen.

2.1.2. kortikale Organisation sensorischer Informationen

Bewegungsrelevante Informationen werden unter anderem über tiefliegende, hochschwellige Mechanosensoren realisiert, welche in Muskeln, Sehnen und periartikulären Gewebe lokalisiert sind (Handwerker, 2006). In diesem Zusammenhang werden unter dem Begriff **Propriozeption** Sinneswahrnehmungen verstanden, welche durch Reizung von Muskeln, Sehnen- und Gelenkmechanosensoren entstehen. Die Stellung der Gelenke im Raum und Bewegungen einzelner Teile des Körpers werden so in die Bewegungsrealisation mit eingebunden (ebd.).

Über die lemniskalen Bahnen werden die Signale in somatosensorische thalamische Projektionskerne geleitet, die sensorischen und motorischen Projektionsfeldern vorgeschaltet sind (ebd.). Vom Thalamus aus werden die Afferenzen in den somatosensorischen Kortex (SI) geleitet.

Für die Verarbeitung der sensorischen Information nennt Handwerker (2006) vier Grundprinzipien. Das erste beinhaltet die kontralaterale Verarbeitung der eintreffenden Informationen durch eine Kreuzung der Bahnen im Lemniscus medialis von einer Körperhälfte auf die andere. Grundprinzip zwei ist, dass der größte Anteil des SI-Projektionsfeldes von Neuronenpopulationen eingenommen wird, die die wichtigsten Tastorgane repräsentieren. Die Verarbeitung der In-

formationen in modalitätsspezifischen Säulen, die sich in vertikaler Ausrichtung durch alle Schichten des Kortex erstrecken, bildet das dritte Grundprinzip. Das vierte Prinzip besagt, dass die funktionelle Organisation des somatosensorischen Kortex von intaktem afferentem Einstrom abhängig ist. Kommt es zu einem Verlust einer Gliedmaße, so wird dessen Repräsentation im Kortex minimiert oder verschwindet (ebd.). Die Hauptverantwortung des sensomotorischen Kortex liegt in der Verarbeitung sensorischer Informationen einer Bewegung, welche für eine spezifische Planung und Initiierung einer neuen Bewegung sowie die Modulation der aktuellen Bewegung genutzt werden (Enoka, 1994). Studien über den Einfluss des somatosensorischen Kortex belegen zudem eine bedeutende Funktion bei der Regulation der Wirksamkeit von Reflexbahnen in der Stabilisierung eines funktionellen Bewegungsvollzugs (Kimura et al. 2006).

2.2. Spinalmotorik

Die deszendierenden Signale der supraspinalen Zentren und aufsteigende sensorischen Afferenzen interagieren im Rückenmark (Illert & Kuhtz-Buschbeck, 2006). Sie wirken regulatorisch auf Motoneurone und bewirken über Stellmechanismen eine Koordination verschiedener Einflüsse auf die zu realisierende Bewegung (Porter & Lemon, 1993, S. 28).

Das Rückenmark versorgt die Extremitäten, den Rumpf und den Hals über Spinalnerven. Die Differenziertheit der verschiedenen Innervationen der Körpersegmente bedingt eine aufwendige Verschaltung, bei der die Extremitäten mehr Neurone involvieren als der vergleichsweise weniger differenzierte Rumpf (Trepel, 2004). Der Austritt der Spinalnerven aus dem Rückenmark unterteilt dieses in entsprechende Abschnitte. Zu unterscheiden sind: Zervikalmark, Thorakalmark, Lumbalmark, Sakralmark und Kokzygealmark (ebd.).

Ein Querschnitt des Rückenmarks zeigt eine schmetterlingsartige Form der grauen Substanz. Die breiteren „Flügel“ zeigen dabei nach vorne, die schmaleren nach hinten. Der vordere (ventrale) Teil wird auch als Vorderhorn (6 in Abb. 7) bezeichnet und enthält die Motoneurone. Der hintere (dorsale) Teil ist das Hinterhorn (7 in Abb. 7) und enthält sensible Neurone (ebd.).

Histologisch unterteilt sich die graue Substanz in verschiedene Zellschichten (Laminae). Die Laminae besitzen unterschiedliche Funktion und unterscheiden

sich je nach Bestandteil auch in ihrer Zahl. Das Hinterhorn besitzt sieben Schichten, in denen Teile der Fasern enden, die sensible Impulse aus der Peripherie vermitteln (ebd.). Zentrale Anlaufstelle dieser propriozeptiven Afferenzen sind die Laminae V und VI. Die im Vorderhorn befindlichen Motoneurone versorgen mit ihren Fortsätzen in die Peripherie die Skelettmuskeln. Die großen multipolaren Motoneurone befinden sich hauptsächlich in den Laminae VIII und IX der Schichtengliederung, zusammen mit kleineren β - und γ -Motoneuronen (ebd.). Motoneurone für Flexoren sind in diesem System normalerweise verstärkt dorsal angeordnet im Vergleich zu denen der Extensoren. Gemäß des Proximal-Distal-Prinzips sind zudem die am weitesten medial gelegenen Motoneurone für die Innervation der proximalen Muskeln und die lateralen Motoneurone für die zunehmend weiter distal liegenden Muskeln verantwortlich (Porter & Lemon, 1993, S. 23). Die spinalen Interneurone sind in den Laminae V bis IX zu finden und erfüllen unterschiedlichste Funktionen (s. Punkt 2.2.2.) (ebd.).

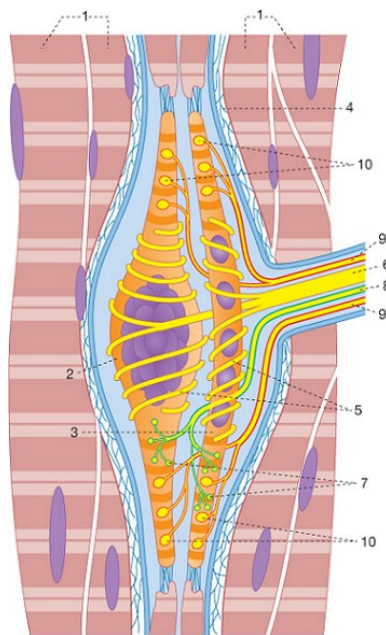
2.2.1. Sinnesorgane des Bewegungsapparates

Über spezialisierte Sinnesorgane des Bewegungsapparates wird der Ablauf von Bewegungen reguliert. Sie dienen vor allem der bewussten Wahrnehmung von bewegungsassoziierten Informationen über die Lage der Extremitäten im Raum, die Bewegung der Gelenke oder muskuläre Dehnung und ermöglichen so einen effektiven Schutz vor Überbelastungen (Trepel, 2004).

Für verschiedene Zustände eines Muskels gibt es auch verschiedene Rezeptoren. Muskelspindeln dienen als Längenrezeptoren, die auf die Verkürzung oder Dehnung eines Muskels reagieren. Um vor Überlastung durch zu große Spannung z.B. bei isometrischen Kontraktionen zu schützen, fungieren Sehnenrezeptoren (Golgi-Rezeptoren) als Registrierungsinstanz. Über Gelenkrezeptoren wird die Lage kontrolliert und das Gelenk vor Überanspruchung geschützt (ebd.).

2.2.1.1. Muskelspindel

Die Abbildung 6 zeigt den Bau einer Muskelspindel. Die Muskelspindel ist 2-5 mm lang und ist von einer Bindegewebskapsel umschlossen. Sie besitzt ca. 6-12 quer gestreifte Muskelfasern welche als intrafusale bezeichnet werden und im Verlauf parallel zur Arbeitsmuskulatur geschaltet sind (Trepel, 2004). Die in die Spindel ziehenden Nervenfasern sind die motorischen Gamma-Fasern (Nr. 9 in Abb. 6) und sensible Fasern (Nr. 6 in Abb. 6), die mittig die intrafusalen Fasern umschlingen und Längenänderungen registrieren (ebd.).



- 1) extrafusale Skelettmuskelfasern
- 2) + 3) intrafusale Muskelfasern
- 4) Bindegewebskapsel
- 5) Endigungen der sensiblen Nerven
- 6) sensible Nervenfaser (leitet Muskeldehnungsimpuls zum ZNS weiter)
- 7) Blütendoldenendigung einer sensiblen Nervenfasers
- 8) sensible Nervenfasers
- 9) Axon eines γ -Motoneurons
- 10) Synaptische Endigungen an den intrafusalen Muskelfasern

Abb. 6: Bau einer Muskelspindel (Trepel 2004)

Bei einer Dehnung des Muskels werden die intrafusalen Fasern ebenfalls gedehnt und die Rezeptoren aktiviert. Die Kernkettenfasern dienen dabei als statischer Längensensor, der Muskeldehnung registriert. Sie erzeugen schnelle Ia-Afferenzen und langsame Typ-II-Afferenzen. Die Kernsackfaser dient als statischer und phasischer Längensensor und registriert Muskeldehnung und Geschwindigkeit der Dehnung. Sie erzeugen **schnelle Ia-Afferenzen** (Priewe & Trümmers 2007). Die erzeugten Afferenzen aktivieren die Motoneurone im Rückenmark und erwirken eine Kontraktion des gedehnten Muskels um dessen Ausgangslänge wiederherzustellen. Über die gammamotorischen Fasern kann zusätzlich die Sensibilität der Spindel gesteigert werden. Kontrahieren die intrafusalen Fasern, so wird die Mitte gedehnt, was wiederum zu einer Aktivierung des Motoneurons des Muskels führt (Trepel, 2004).

2.2.1.2. Golgi-Sehnenrezeptoren

Die Golgi-Sehnenorgane bestehen aus freien Nervenendigungen eingebettet in eine Bindegewebskapsel. Sie sind seriell zu ca. 25 Muskelfasern geschaltet (Priewe & Trümmers, 2007) und besitzen neuronal einfache afferente und keine efferenten Verbindungen (Hasan & Stuart, 1984). Die Reizung der Rezeptoren erfolgt durch ansteigende Muskelspannung bei Kontraktion des Muskels. Die Reizleitung erfolgt über afferente Signale der Klasse Ib (ebd.). Aufgrund dieser Form der Aktivierung des Rezeptors beschreibt Enoka (1994) das Organ auch als „monitor of muscle force“.

2.2.2. Spinale Maschinerie der Bewegung

Für die Steuerung einer Bewegung ist es wichtig, die sensorischen Afferenzen von den Gliedmaßen und den efferenten Zustrom supraspinaler Signale zu koordinieren, dieses „must be expressed by affecting the inbuilt spinal machinery for movement“ (Porter & Lemon, 1993, S. 26).

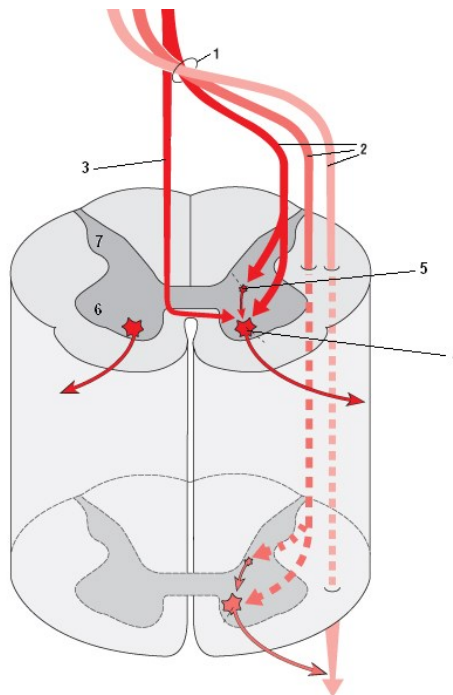


Abb. 7: Verlauf und Kreuzung deszendierender Bahnen im Rückenmark und Verschaltungsprinzipien. **1** Kreuzung von 70-90 % der Fasern im Hirnstamm. Im **2** kortikospinalen Trakt verlaufen die Fasern **3** direkt zu den **4** Motoneuronen oder indirekt über **5** Interneurone. Die Motoneurone befinden sich im **6** Vorderhorn; dorsal liegt das **7** Hinterhorn (modifiziert nach Trepel 2004)

Die neuronale Organisation der Wirbelsäule basiert auf relativ rigiden Synergien (Lemon, 1993). Mechanismen zur Fraktionierung dieser Verhältnisse stellen

daher eine wichtige Funktion in der Koordination von Bewegungen dar (Porter & Lemon, 1993, S. 349).

Die Abbildung 7 verdeutlicht in welcher Form deszendierende Signale zu den Motoneuronen projizieren. Über kortikospinale Verbindungen ohne den Einbezug von Interneuronen (3 in Abb. 7) kann der zerebrale Kortex direkt den „final common path“ der Motoneurone zu den Muskeln beeinflussen (Porter & Lemon, 1993, S. 349). Der Weg der Hemmung über die spinalen Interneurone erlaubt dagegen ein ‚Feintuning‘ des spinalen Outputs durch negatives Feedback (Priewe & Tümmers, 2007).

Die Interneurone der grauen Substanz bilden die strukturelle Grundlage für die Eigenfunktion des Rückenmarkes. Die Klassifikation der Interneurone erfolgt auf der Grundlage ihrer Verschaltung und ihrer Aufgaben (Wiesendanger 2005). Die verschiedenen Typen sind (nach ebd.):

- Schaltneurone (räumlich begrenzte Wirkung)
- Propriospinale Neurone (wirken über mehrere Segmente)
- Kommissurale Neurone (gewährleisten reziproke Verbindungen zwischen linker und rechter Seite)
- Bahnneurone (Meldungen zu supraspinalen Zentren)

Loeb (2004) betont, dass afferente Informationen von Mechanorezeptoren mit Signalen weiterer propriozeptiver und kutaner Rezeptoren auf der Ebene der Interneurone kombiniert werden. Dies geschieht bevor sie zu den Motoneuronen oder höheren Kontrollzentren weitergeleitet werden. Die Projektionen zu den Motoneuronen erlauben eine hoch verteilte Form der Kontrolle der Muskulatur, was als „multi-input, multi-output regulator“ bezeichnet wurde (ebd.). Durch Depolarisierung und Hyperpolarisierung verschiedener Populationen von Interneuronen können höhere motorische Zentren die Aufteilung der Interneurone als auch reflexive Antworten auf externe Perturbationen modulieren (ebd.).

2.2.2.1. Hemmung

Als ein Grundprinzip neuronaler Regulationsmechanismen fungiert die Hemmung (Inhibition) eines Signals. Die Hemmung über prämotoneuronale Interneurone spielt eine wichtige Rolle in der Determination einer Bewegung, welche das Gehirn nicht verlässlich vor der Bewegungsausführung planen kann (Pierrot-Deseilligny, 1989). Dabei unterscheidet man verschiedene Arten der Hemmung.

Die rekurrente Hemmung wird durch Renshaw-Zellen vermittelt. Das Prinzip beruht auf einer Aktivierung dieser Zellen durch Kollaterale von Motoneurona-axonen. Durch die so erzielte Hemmung des Motoneurons und agonistischer Motoneurone wird eine überschießende Aktivierung dieser Neurone verhindert (Priewe & Tümmers, 2007). Renshaw-Zellen unterliegen dabei ihrerseits den konvergenten Einflüssen supraspinaler Zentren und afferenter Projektionen, die zusätzlich erregend oder hemmend auf die Zellen einwirken. (Porter & Lemon, 1993, S. 29). Die Wirkungen der Renshaw-Interneurone und die Effekte, die sie auf bestimmte Motoneurone ausüben, gelten daher als flexibel und durch höhere Zentren beeinflussbar (ebd.). Obwohl die Renshaw-Zellen konvergent durch viele Motoneurone erregt werden, beschränken sich ihre hemmenden Aktionen auf eine Gruppe agonistischer Motoneurone und wahrscheinlich sogar auf eine funktionelle Klasse von Motoneuronen (ebd.).

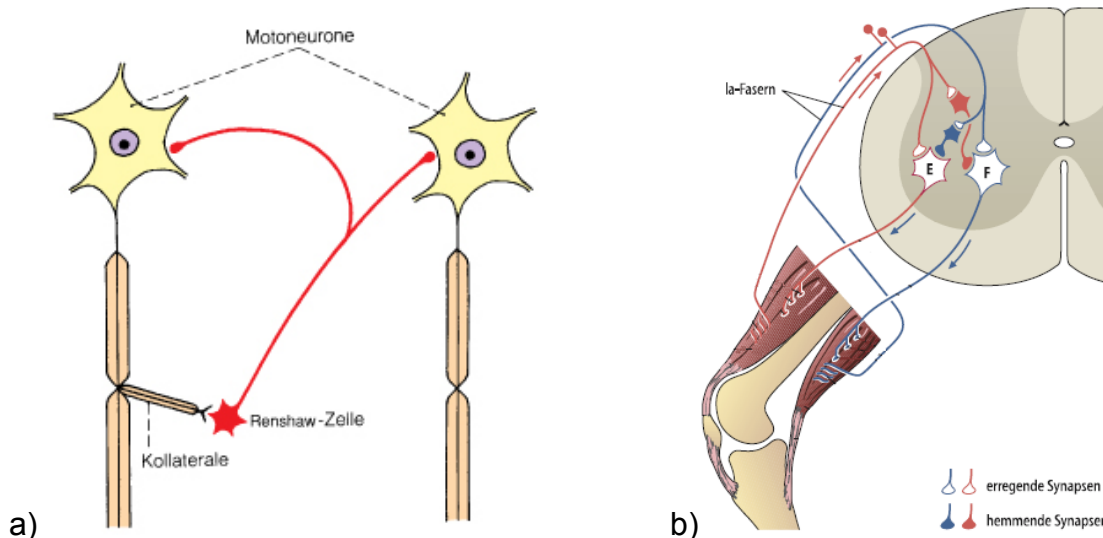


Abb. 8: verschiedene Formen der Hemmung: a) rekurrente Hemmung (Trepel, 2007) b) reziproke antagonistische Hemmung (E=Extensormotoneuron, F= Flexormotoneuron), die Ia-Afferenzen hemmen über Interneurone jeweils den antagonistischen Muskel (modifiziert nach Lehmann Horn, 2007)

Über die reziproke antagonistische Hemmung kann das Verhältnis zwischen der Aktivierung agonistischer und antagonistischer Muskulatur geregelt werden.

Das Prinzip beruht auf den disynaptischen hemmenden Verbindungen, die die Ia-Fasern mit antagonistischen Motoneuronen eingehen. Die homonymen und die agonistischen Motoneuronen werden fazilitiert, die am gleichen Gelenk ansetzenden Antagonisten inhibitiert (Lehmann-Horn, 2007).

Rekurrente Hemmung und reziproke antagonistische Hemmung stellen postsynaptische Hemm-Mechanismen dar. Ihnen vorgeschaltet ist die präsynaptische Ia-Hemmung (PSI²).

PSI wird ebenfalls durch die Aktivität hemmender Interneurone vermittelt. Diese wirken auf die Ia afferenten Endungen und führen zu einer Reduktion der Neurotransmitterausschüttung und einer begleitenden Reduktion der Motoneuron-Depolarisation, induziert durch die Ia-Aktivität (Zehr, 2002). Entscheidende Funktion besitzt dieser Mechanismus dadurch, dass die afferente Transmission verändert werden kann, ohne dass ein entsprechender Effekt auf das postsynaptische Motoneuron ausgeübt wird. Das Motoneuron bleibt so empfänglich für anderen Input, der von der PSI unberührt ist (ebd.). Die Wirkung der PSI kann mit einem Filter verglichen werden, der überflüssige Information aussortiert und für eine Konzentration des relevanten afferenten Feedbacks an den entsprechenden Neuronen sorgt (Rudomin & Schmidt, 1999).

Die Wirkung der Hemmmechanismen ist ausschlaggebend für die gezielte Steuerung willkürlicher Bewegungen (Porter & Lemon, 1993, S. 28). Die Einflussnahme zentraler Kommandos auf die Hemmung bei schnellen Bewegungen erlaubt eine der Bewegung vorgeschaltete Hemmung des antagonistischen Muskels und somit eine Verminderung posturaler Aktionen, die limitierend auf die Bewegungsausführung wirken könnten (ebd.).

Eine weitere bedeutende Funktion der Hemmung ist eine mögliche Fokussierung auf die Ansteuerung einer spezifischen Gruppe von Muskeln, die für eine bestimmte Bewegung verantwortlich sind (ebd.).

2.2.2.2. spinale Reflexe

² PSI= presynaptic inhibition

Reflexe sind unwillkürliche, automatische motorische Reaktionen des Organismus auf einen Reiz (Illert & Kuhtz-Buschbeck, 2006). Ein Reflexbogen besteht aus einem Rezeptor, einem afferenten Weg zum zentralen Nervensystem, einem Reflexzentrum (Interneurone und Somata der Motoneurone) und einem efferenten Weg zum Effektor (Lehmann-Horn, 2007). Bei zunehmender Stärke des äußeren Reizes, nimmt auch die Reflexantwort zu, bis ein Maximalwert erreicht ist (Wiesendanger, 2005). Die Anzahl der Instanzen, die einen Reflex beeinflussen ist dabei unterschiedlich. Je nach der Zahl der intermittierenden Neurone werden monosynaptische, disynaptische oder polysynaptische Verbindungen unterschieden (Illert & Kuhtz-Buschbeck, 2006). Monosynaptisch ablaufende Reflexe beinhalten eine direkte Verbindung des afferenten Weges mit der zentralen Schaltungsinstanz zum efferenten Weg, ohne den Einbezug von Interneuronen (Lehmann-Horn, 2007). Der Vorteil dieses Prinzips erklärt sich in einer verkürzten Leitungszeit des afferenten Signals und damit der Möglichkeit einer schnelleren Regulation externer Störungen. Über dieses Organisationsprinzip erlangt der monosynaptische Reflex besondere Bedeutung für die Lagestabilisierung (Wiesendanger, 2005). Die allgemeine Funktion der spinalen Reflexe ist die Einstellung und Stabilisierung der Länge und Kraft des Muskels (Lehmann-Horn, 2007). Rudomin und Schmidt (1999) erklären, dass der monosynaptische Reflex bei Beginn einer Bewegung funktionell wichtig sein kann, um schnell einen Reiz zu kompensieren.

Wichtig für den Ablauf einer Bewegung sind Muskeldehnungsreflexe, welche der Lagestabilisierung dienen. Da der Sensor und der Effektor den gleichen Muskel betreffen, werden diese Reflexe als Eigenreflexe bezeichnet. Ein tonischer Teil regelt dabei die Muskellänge, ein phasischer Teil reagiert auf plötzliche Längenänderung (ebd.). Der phasische Teil agiert monosynaptisch. Die durch die Kernsackfasern der Spindeln (s. Punkt 2.2.1.1.) geleiteten Ia-Afferenzen lösen im betreffenden Motoneuron Antworten auf den Reiz aus (ebd.). Die Afferenzen unterliegen dabei den beschriebenen Einflüssen durch die Hemmmechanismen.

Der tonische Teil wird vor allem durch die Kernkettenfasern der Spindeln reguliert und gilt als sekundäre Spindelafferenz. Der Reflexbogen gilt hierbei als disynaptisch, da ein Interneuron zwischengeschaltet ist. Er spielt besonders bei der Stabilisierung der Muskellänge eine entscheidende Rolle (ebd.).

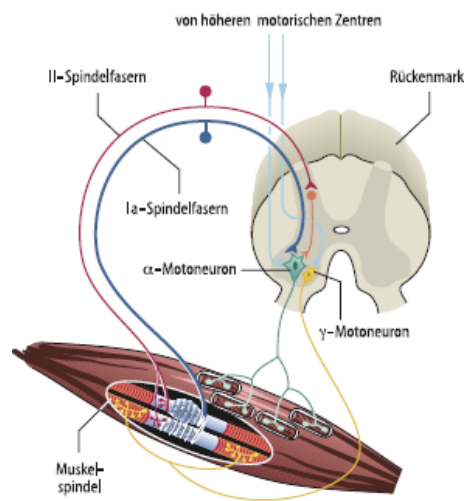


Abb. 9: Verschaltung eines Dehnungsreflexes (Wiesendanger, 2005)

Die Abbildung 9 zeigt das Prinzip eines Dehnungsreflexes eines Muskels. Die Verschaltung der afferenten Projektionen ist monosynaptisch für die Ia-Fasern der Kernsackelemente der Muskelspindel und disynaptisch mit einem dazwischen geschalteten Interneuron auf spinaler Ebene für die Typ-II-Afferenzen. Bei einer Dehnung des Muskels werden auch die intrafusalen Fasern einschließlich ihrer Sensoren mitgedehnt. Die Sensoren registrieren die Längenänderung und erzeugen Ia-afferente Signale, die eine Aktivierung der α -Motoneurone bewirken. Die aktivierten α -Motoneurone bringen den Muskel dann zur Kontraktion, um dem Dehnungsreiz entgegenzuwirken. Der phasische Teil der Afferenz speist dabei die registrierte Längenänderung in das rückgekoppelte Signal des Regelkreises ein (Lehmann-Horn, 2007). Die zentralen Befehle werden von höheren Zentren gleichzeitig an die α - und γ -Motoneurone übermittelt (Wiesendanger, 2005).

„Dies garantiert, dass der sensorische Mittelteil der intrafusalen Muskelfasern bei einer aktiven Verkürzung des Muskels nicht gestaucht (entdehnt) wird, sondern stets in Bereitschaft bleibt, äußere Störgrößen zu registrieren“ (ebd.).

2.2.2.3. Kontraktionssteuerung der Muskulatur

Haus (2005) betont, dass die Kontraktion von Skelettmuskeln nur über **zwei Erregungswege** erfolgen kann. Eine Möglichkeit besteht in der direkten Erregung des α -Motoneurons. Eine zweite Möglichkeit wird durch das γ -motorische System ermöglicht, welches bei Dehnung des Muskels und afferenten Input auf das α -Motoneuron einen Reflex bewirkt (s. Punkt 2.2.2.2.), der dadurch die extrafusalen Fasern zur Kontraktion bringt (Lehmann-Horn, 2007). Innerhalb der intrafusalen Fasern kommt es durch die Nervenendigungen und die kontraktile Elemente an den Polen zu Kontraktionen, die ihrerseits zu einer Dehnung der Sensoren und dem damit verbundenen sensorischen Feedback führen (Wiesendanger, 2005). Bei einer Verkürzung des Muskels kann durch diesen Mechanismus die Arbeit der Sensoren aufrechterhalten werden.

Die Willkürmotorik gilt als Soll-Wert-Verstellung (Lehmann-Horn, 2007). Dauerhafte Änderungen der Muskellänge sind somit nur durch entsprechende Veränderung der γ -Aktivität zu erreichen (ebd.). Eine isolierte Aktivierung der α -Motoneurone würde im Regelkreis nur zu einer kurzen Kontraktion führen. Eine resultierende Spindelpause und daraus folgende Erschlaffung des Muskels würde als Abweichung erkannt und als Störung interpretiert werden (ebd.). Um dieser Störung vorzubeugen wird über die α - γ -Koaktivierung eine kontinuierliche Arbeit der Spindeln ermöglicht. Die Funktion der α -Motoneurone wird durch die γ -Motoneurone unterstützt (ebd.). Durch die Rückkopplung der γ -Schleife wird die Stabilisierung direkt mit in die Bewegung eingebracht.

2.3. H-Reflex

Eine Einschätzung des Reflexstatus zu verschiedenen Phasen einer Bewegung und der damit verbundenen modulierten Funktionsweise des motorischen Systems ist über die Evaluation des H-Reflexes möglich.

Der Hoffmann (H)-Reflex gilt als elektrophysiologisches Pendant zum Dehnungsreflex (Misiaszek, 2003; Palmieri, 2004). Im Gegensatz zum Dehnungsreflex erlaubt der H-Reflex jedoch keine Aussagen über das gamma-motorische System (Schieppati, 1987). Der Vorteil der Verwendung des H-Reflexes liegt unter anderem in seiner Standardisierbarkeit der Reizintensität, welche durch die Rekrutierungskurve als Funktion verschiedener Reizstärken gut quantifizierbar wird (Lehmann-Horn, 2007). Durch Verwendung von Elektroden ist zudem

ein größerer Versuchsaufbau wie bei der Nutzung mechanisch induzierter Streckreflexe (siehe u.a. Christensen et al., 2001) nicht nötig, was zu einer Vereinfachung der Messmethodik beiträgt.

In der Sportwissenschaft bietet der H-Reflex breite Anwendungsmöglichkeiten, z.B. bei der Untersuchung sensomotorischer Mechanismen (z.B. Robertson & Koceja, 2002, Behrens et al. 2012) oder von trainingsassoziierten Adaptationsprozessen (z.B. Aagaard et al., 2002).

Der H-Reflex wird durch die perkutane elektrische Reizung eines gemischten Nervens ausgelöst, der einen Muskel versorgt (Misiaszek, 2003). Der neuronale Kreislauf ist für den H-Reflex durch monosynaptische Projektionen von Ia Afferenzen auf die homonymen Motoneurone charakterisiert (ebd.). Pierrot-Deseilligny & Mazevet (2000) machen jedoch auch deutlich, dass oligosynaptische Beiträge zum H-Reflex nicht auszuschließen sind.

Die perkutane elektrische Reizung (roter Kreis in Abb. 10) erfolgt an einem gemixten Nervenstrang aus motorischen und sensorischen Axonen (Zehr, 2002). Die Reizung depolarisiert die Ia-Spindelafferenzen, was zu einer Ausbreitung des entstehenden Aktionspotentials nach dem Alles-oder-Nichts Gesetz führt.

Die Reizung erzeugt afferente Signale vom Stimulationsort zum Rückenmark, efferente Signale vom α -Motoneuron zum Muskel und auch eine direkte Muskelantwort in orthodromer Reizrichtung vom Stimulationsort zum Muskel (M-Welle) (ebd.). Dudel (2006) beschreibt, dass die durch den Reiz generierten Aktionspotentiale die präsynaptischen Nervenendigungen depolarisieren und somit die Freisetzung von Neurotransmittern bedingen. Diese diffundieren durch den synaptischen Spalt und werden an die postsynaptische Membran gebunden (ebd.; Zehr, 2002).

Dadurch werden erregende postsynaptische Potentiale (EPSPs) evoziert, welche die α -Motoneurone aktivieren. Bei ausreichend starker Erregung der Motoneurone werden Aktionspotentiale durch die efferenten Bahnen geleitet, welche präsynaptisch an den neuromuskulären Übergängen zu einer Transmitterausschüttung führen (Palmieri, 2004). Spezielle Rezeptoren binden den Neurotransmitter Acetylcholin und führen zu einer Depolarisation der Muskelfaser. Über diesen Mechanismus kommt es zu einer Zuckungskontraktion im betreffenden Muskel (Lehmann-Horn, 2007).

Die Ia-Afferenzen, die für die Innervation der Sensoren verantwortlich sind, werden aufgrund ihres größeren Durchmessers vor den kleineren motorischen Axonen rekrutiert.

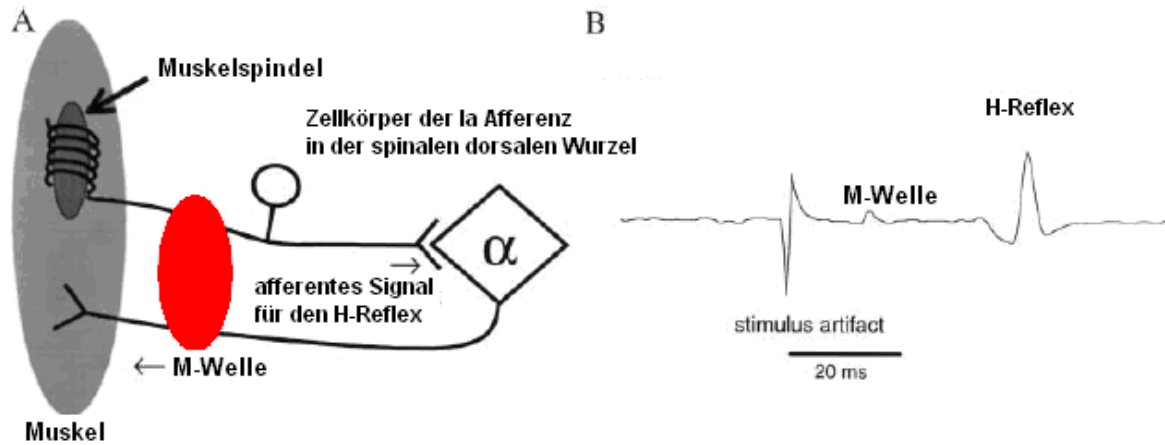


Abb. 10: Der H-Reflex, A: Schema des H-Reflexes B: Beispiel eines evozierten H-Reflexes im Elektromyogramm eines Muskels (Zehr, 2002)

Die Größe des H-Reflexes ist abhängig von der Stromstärke. Wird diese sukzessiv erhöht, beginnend bei geringen Intensitäten, erscheint zunächst die reflektorische H-Welle. Normale Latenzzeiten betragen in etwa 30 – 40 ms. Bei höheren Intensitäten nimmt die H-Welle zunächst zu, jedoch erscheint auch die M-Welle, welche eine kürzere Latenz (5- 10 ms) besitzt und folglich im EMG des Muskels früher auftritt (vgl. Abb. 10) (Lehmann-Horn, 2007). Die M-Welle entsteht durch die Stimulation motorischer Axone und wird durch efferente Reizleitung vom Stimulationsort erzeugt. Bei zu starker Reizung kommt es zu einer antidromen Kollision, welche zu einem Abfall der H-Reflex-Amplitude führt (für weitere Informationen wird auf Punkt 6.8. verwiesen), jedoch nicht der M-Welle.

Die maximale H-Reflex-Amplitude repräsentiert die maximal auslösbare Reflexantwort eines Probanden. Zehr (2002) beschreibt, dass sich über diesen Parameter die Anzahl der aktivierten α -Motoneurone für einen Zustand abschätzen lässt. Dabei sind neben der Exzitabilität der α -Motoneurone (Misiaszek, 2003) auch die intrinsischen Eigenschaften des Motoneuronenpools (Kiehn, 1991) und der Einfluss präsynaptisch hemmender Mechanismen (Rudomin, 1990; s. Punkt 2.2.2.1.) entscheidend. Eine Abschätzung der aktivierten Motoneurone kann daher nur bei konstanten Bedingungen und bei gleicher

intrinsischer Exzitabilität sowie gleichem Zustand der PSI erfolgen (Palmieri et al., 2004).

Die maximale M-Welle (Mmax) repräsentiert das gesamte Ausmaß der Erregung des Motoneuronenpools, welches durch die direkte Depolarisation aller motorischer Axone bedingt ist (Zehr, 2002). Da die M-Welle als stabil angenommen wird (Palmieri, 2004) kann anhand dieses Parameters eine Standardisierung erfolgen. Jedoch bestehen aber auch hier Einschränkungen. So konnten Frigon et al. (2007) zeigen, dass auch die M-Welle in Abhängigkeit zur Kontraktion und zur Position des Gelenks veränderbar ist.

2.4. Transkranielle Magnetstimulation (TMS)

Die transkranielle Magnetstimulation ist eine etablierte Methode in der Neurophysiologie. Sie gilt als objektives Messinstrument bei diagnostischen Tests und bietet Einblick in neuronale Prozesssysteme und den Aktivierungszustand leitender Trakte (Sarabon, 2004). Die TMS ist eine Reiztechnik, die als nichtinvasiv und relativ schmerzfrei für den Menschen gilt (Terao & Ugawa, 2002) und bietet daher eine geeignete Methode in dieser Untersuchung.

Das bei der Stimulation erzeugte Magnetfeld erzeugt einen Stromfluss im Gewebe. Der Begriff „Magnetstimulation“ ist daher im Grunde genommen irreführend, hat sich jedoch in der Praxis durchgesetzt (Siebner & Ziemann, 2007).

2.4.1. Mechanismen der TMS

Die TMS ist eine induktive (elektromagnetische) Nervenstimulation (Siebner & Ziemann, 2007). Über eine Reizspule, die an den Kopf gehalten wird, ist es möglich, das unter der Spule liegende Nervengewebe zu reizen.

Das Prinzip der elektromagnetischen Induktion besteht aus der Bildung eines Wechselmagnetfeldes in einem elektrischen Leiter, durch das ein Strom induziert wird (Rothwell, 1997). Wie jedes physikalische Vektorfeld ist es durch Richtung und Stärke an jedem Raumpunkt beschrieben (Weyh & Siebner, 2007).

Die elektrische Reizung eines Nervens ist möglich, wenn in das Gewebe ein kurzer Strompuls induziert wird (Weyh & Siebner, 2007). Ein durch den Strom bewirktes elektrisches Feld verursacht eine Depolarisation des Nervens an der stimulierten Stelle. Die magnetische Stimulation erzielt diesen Effekt über den „Umweg eines magnetischen Feldes“, welches nach dem Faradayschen Gesetz eine Spannung in das Gewebe induziert (ebd.). Das Hirngewebe fungiert dabei als Sekundärstromkreis und ist Träger des induzierten Stroms (Hess, 2005). Das magnetische Feld durchdringt nahezu ungehindert biologisches Gewebe, welches in seinen Impedanzeigenschaften je nach Struktur als inhomogen gilt (Weyh & Siebner, 2007; Hess, 2005). Drei entscheidende Faktoren bestimmen die Wirkung des elektrischen Stromes:

- 1) Stärke des erzeugten Magnetfeldes
- 2) Änderungsgeschwindigkeit des Magnetfeldes
- 3) Abstand der Spule vom zu erregenden Gewebe.

Die induzierte Spannung ist der Änderungsgeschwindigkeit des Feldes proportional. Folglich wird ein möglichst kurzer Impuls benötigt (Hess, 2005). Die physiologisch optimale Zeit für diesen Impuls liegt bei 50-100 μs (Weyh & Siebner, 2007). Der Magnetimpuls verursacht einen transmembranösen Stromfluss im Gewebe, der parallel zum Strom der Reizspule verläuft und dessen Stromrichtung umgekehrt zu dem in der Spule ist (Siebner & Ziemann, 2007). Der räumliche Gradient des induzierten elektrischen Feldes erzeugt den Strom im Gewebe in Abhängigkeit vom Verlauf des Axons (ebd.)(siehe Abb. 11).

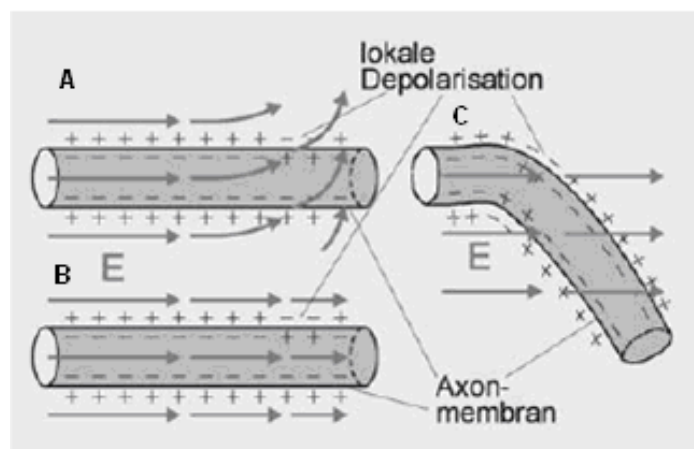


Abb.11: Depolarisation durch elektrisches Gradientenfeld. E= elektrische Feldstärke (nach Weyh & Siebner, 2007)

Die Abb. 11 zeigt eine entstehende Depolarisation an verschiedenen ausgerichteten Axonen durch ein elektrisches Gradientenfeld. In Position A verursacht ein gekrümmtes elektrisches Feld entlang einer Nervenfasern einen Ionenstrom durch die Membran. Eine in Richtung des Axons verlaufende Feldkomponente mit einer nach rechts abnehmenden Stärke zeigt hingegen nur eine geringe Depolarisation (B in Abb. 11). Bei einem homogenen Feld, welches ein gekrümmtes Axon durchläuft (C in Abb. 11), wird durch den Feldgradienten eine Depolarisation am Punkt der Krümmung erwirkt.

Die Stimulation löst ein Aktionspotential aus, wenn das elektrische Feld einen auswärtsgerichteten Ionenstrom im Axon induziert, welcher ab einer bestimmten Schwelle die Depolarisation auslöst (ebd.). Die neuronalen Zielstrukturen für eine derartige Depolarisation sind bei der transkraniellen Magnetstimulation die Pyramidenzellen der Lamina V und horizontal verlaufende Faserbündel des Kortex (s. Punkt 2.1.1.). Durch transsynaptische Verbindungen der Neurone werden bei der Stimulation auch Interneurone erregt. Dies hat zur Folge, dass diese transsynaptische Erregungsausbreitung eine Mischung aus hemmenden und bahnenden Potentialen auslöst, welche das Ausmaß der neuronalen Erregung bestimmen (ebd.). Über diesen Mechanismus erklärt sich die **modulierende Wirkung eines bestimmten Erregungszustands** (z.B. während einer Bewegung) auf den Effekt der TMS. Die Anfälligkeit der Neurone für einen magnetischen Stimulus wird, wie in Abb. 11 ersichtlich, bestimmt durch die Ausrichtung der Axone im elektrischen Feld, die Größe des Neurons und die Erregbarkeit der Membran des Neurons (ebd.).

In Abhängigkeit von der Reizintensität, der Reizkonfiguration und der Ausrichtung der induzierenden Spule wird eine unterschiedlich große Zahl deszendierender Erregungswellen ausgelöst (ebd.). **Schnellleitende kortikospinale Neurone** mit monosynaptischen Verbindungen transportieren diese Erregungswellen zu spinalen Zentren. Eine Erregungswelle entspricht einem zeitlich-räumlich synchronisierten Aktionspotential. Die eintreffenden Erregungswellen summieren sich an den spinalen Motoneuronen auf (Hess, 2005). Wird durch diese Summation ein bestimmter Schwellenwert erreicht, wird ein Aktionspotential generiert, welches über das periphere motorische Axon zum Muskel geleitet wird (Siebner & Ziemann, 2007). Allgemein wird angenommen, dass

der erste Impuls Folge einer **direkten** Erregung der Pyramidenzellen ist (=D-Welle; DW in Abb. 12), während alle nachfolgenden Impulse durch zusätzliche **indirekte, transsynaptische** (=I-Wellen; I1-I4 in Abb. 12) Aktivierung der Pyramidenzellen entstehen (Hess, 2005).

Die im Muskel erzeugte Antwort auf die Aktionspotentiale wird als motorisch evoziertes Potential (MEP) bezeichnet (Kaelin-Lang, 2007). Der Summationsbedarf ist niedriger bei erhöhtem Erregungszustand des α -Motoneurons, z.B. während einer Kontraktion (Hess, 2005). Eine räumliche Summation entsteht, da zahlreiche Pyramidenzellen auf ein α -Motoneuron konvergieren (ebd.). Das MEP selbst unterliegt modulierenden Einflüssen durch kortikale, spinale und neuromuskuläre Erregungszustände (Weyh & Siebner, 2007) und spiegelt somit den Nettoeffekt der Stimulation auf das Gesamtsystem wider (Petersen et al., 1998).

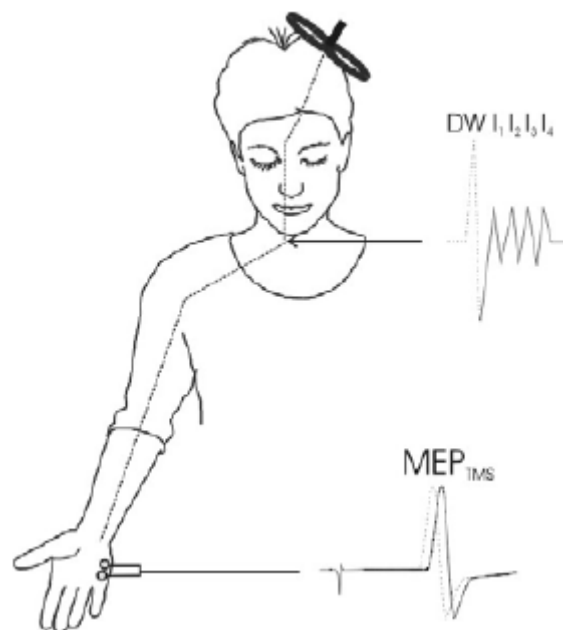


Abb. 12: Prinzip der magnetischen Stimulation. Durch die kontralateral applizierte Reizspule am Kopf des Probanden werden Erregungswellen (DW, I1-I4) ausgelöst, die an Motoneuronen summiert werden und am Zielmuskel im EMG ein MEP produzieren. (Sarabon, 2004)

2.4.2. motorisch evozierte Potentiale (MEP)

Die motorisch evozierten Potentiale (MEPs) sind die elektromyographische Summenantwort eines peripheren Muskels, erzeugt durch die TMS des primären motorischen Kortex (Kaelin-Lang, 2007). Die Ableitung und Beurteilung eines MEPs ist die häufigste Anwendung der TMS (Rossini et al., 1994; Rot-

hwell et al., 1999). Das MEP als Endresultat der Stimulation von M1 gilt als beeinflusst von der räumlich-zeitlichen Interaktion vieler neurophysiologischer Phänomene (Kaelin-Lang, 2007). Sie besitzen eine inhärente Variabilität (Hess, 2005; Hovey & Jalinous, 2006), die durch die zeitliche Streuung des Erregungszeitpunktes einzelner motorischer Einheiten im Zielmuskel beeinflusst wird (Kaelin-Lang, 2007). Unter gleichen Ableitbedingungen vom Muskel können so die Amplitude, die Latenz und die Konfiguration der Muskelsummenpotentiale verschieden sein (Hess, 2005). Gründe dafür sind **fluktuierende Erregbarkeiten der involvierten Neurone**, was als ein neurologisches Phänomen gilt (Hovey & Jalinous, 2006).

Ein im EMG beobachtbares Ereignis ist die Fazilitierung der Reizantwort, bei der eine vergrößerte Amplitude bei gleichzeitig gesenkter Reizschwelle zu verzeichnen ist. Eine leichte Vorinnervation des Zielmuskels und damit eine zentrale Fokussierung der Muskelantwort auf den Zielmuskel kann diesen Effekt hervorrufen (Hess, 2005). Das Ausmaß der Fazilitierung kann unter diesen Bedingungen durch den Grad der Aktivierung des Muskels beeinflusst werden.

Die Abbildung 13 zeigt die Abhängigkeit der evozierten motorischen Antwort (EMR = evoked motor response; =MEP) von der Intensität der magnetischen Stimulation bei verschiedenen Leveln der Aktivität.

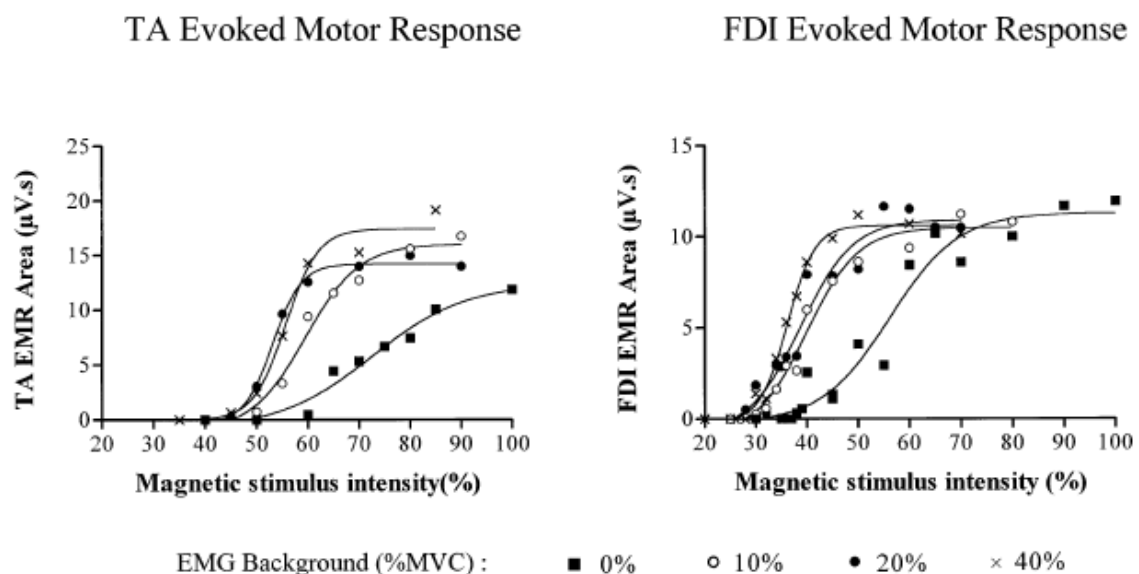


Abb. 13: Beispiele der quantitativen Beziehung zwischen Stimulationsintensität und MEP (=EMR) am Beispiel zweier Muskeln. (Capaday, 1997)

Die input-output (I-O) Charakteristiken der Muskeln zeigen eine sigmoidale (s-förmige) Verlaufskurve. Der Zusammenhang der Parameter Stimulationsintensität und resultierendes MEP ist somit nicht linear. Devanne et al. (1997) erklären dazu, dass bei steigender Muskelaktivität der Anstieg der Flanke größer wird, was als sehr reliabler Effekt gilt. Der Plateau-Level der I-O-Kurven zeigte sich jedoch weitgehend unbeeinflusst vom Betrag der Hintergrund-Aktivität (Capaday, 1997). Die zeitliche Dispersion der transkraniell ausgelösten Muskeleerregung verhindert ab einer gewissen Intensität durch eine Phasenauslöschung einen weiteren Anstieg der MEP-Amplitude und führt somit zu der Plateaubildung (Kaelin-Lang, 2007).

Als eine wesentliche Eigenschaft des MEPs gilt die deutliche Bahnung der MEP-Amplitude und Verkürzung der MEP-Latenz durch eine willkürliche Voraktivierung des Zielmuskels (Hess et al., 1986). Wichtig anzumerken ist jedoch, dass die Wirkung der Vorinnervation auf die MEP-Amplitude unterschiedlich ausfällt (Kaelin-Lang, 2007). Die Abbildung 14 charakterisiert die Beziehung anhand des M. tibialis anterior und des M. soleus.

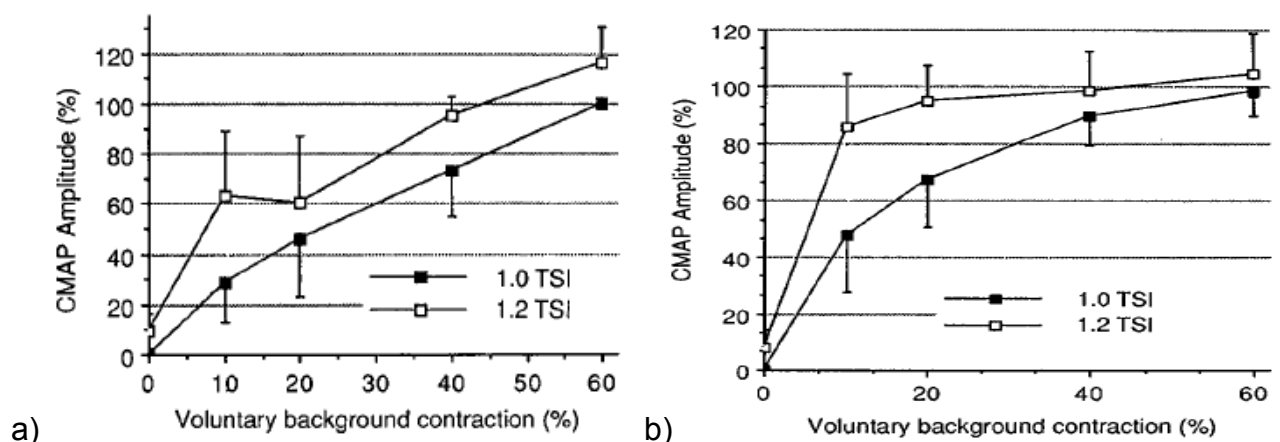


Abb. 14: Beziehung zwischen Hintergrund EMG und MEP-Amplitude (=CMAP Amplitude) bei verschiedenen Stimulationsintensitäten (angegeben als Faktor der motorischen Schwelle TSI). a) M. soleus, b) M. tibialis anterior. (Kischka, 1993).

Einfluss auf die MEP-Amplituden besitzt auch die Art der Bewegungsausführung. Eine konstante tonische Anspannung führt zu einer geringeren Bahnung der MEP-Amplitude als eine rasche phasische Muskelaktivierung (Kaelin-Lang, 2007).

Bei steigender Aktivität der Muskulatur ändert sich zudem die Schwelle der MEP-Auslösung. Eine Schwelle repräsentiert der minimale Level eines Stimulus, der benötigt wird, um eine definierte Antwort im Muskel zu erzeugen. Die

motorische Schwelle muss als multifaktorielle Größe angesehen werden, welche die Membranerregbarkeit kortikospinaler Neurone, die Erregbarkeit von Motoneuronen auf spinaler Ebene und neuromuskulärer Verbindungen mit den Muskeln reflektiert (Awiszus, 2003). Die Entwicklungen der Schwelle der MEP-Auslösung in Relation zum Hintergrund-EMG sind in Abbildung 15 aufgezeigt.

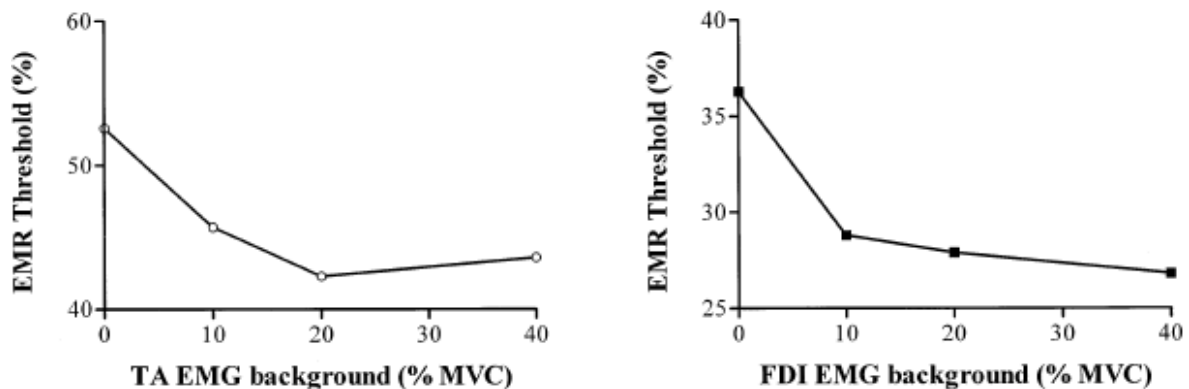


Abb. 15: Entwicklung der Schwelle der MEP-Auslösung in Abhängigkeit vom Hintergrund-EMG. (Capaday, 1997, S. 209)

Als ein weiterer wichtiger Parameter motorisch evozierter Potentiale gilt die Latenz. Diese umfasst die Zeitspanne vom Zeitpunkt der Auslösung des Potentials bis zum Ansatz des MEPs im EMG. Die Latenzen der Antworten werden bis zu einem bestimmten Grad der Vorinnervation kleiner, erreichen mit zunehmender Innervation jedoch ein Limit, während die Amplitude weiter zunehmen kann (Hess, 2005).

2.4.3. Postexzitatorische Innervationsstille (silent Period)

Die kortikale 'silent Period' (SP) stellt eine Unterbrechung willkürmotorischer Aktivität in einem Muskel dar (Eichhammer et al., 2005). Die Messung der SP erfolgt im EMG über die Erfassung der zeitlichen Differenz zwischen dem Artefakt im EMG bis zur Wiederkehr kontinuierlicher EMG-Aktivität (ebd.). Alternativ kann die SP auch vom Ansatz des MEPs bis zum Wiederansatz der EMG Aktivität bestimmt werden (s. dazu Punkt 6.9.)

Eine Verlängerung der SP weist üblicherweise auf eine verstärkte Wirkung **kortikaler hemmender Mechanismen** hin (Fritz et al., 1997). In zahlreichen Identifikationsexperimenten wurde versucht, die Mechanismen der SP aufzuschlüsseln (Fritz et al., 1997; Triggs et al., 1993; Chen et al., 1999). Chen et al. (1999) vermuten, dass der frühe Teil der SP (<50 ms) hauptsächlich durch spinale Me-

chanismen verursacht wird, während der spätere Teil (>50 ms) hauptsächlich auf eine reduzierte Exzitabilität des motorischen Kortex zurück zu führen ist. Gleiche Ergebnisse finden sich vielfach in der Literatur (Fuhr et al., 1991; Inghileri et al., 1993; Roick et al., 1993; Uncini et al., 1993; Wilson et al., 1993; Ziemann et al., 1993; Davey et al., 1994; Schnitzler und Benecke, 1994).

In funktionellen Situationen, wie z.B. der Standphase des Gangs, wurden mittels der SP u.a. im Hinblick auf mögliche veränderte Beteiligungen des motorischen Kortex in Abhängigkeit der jeweiligen Phase reflektiert (Schubert et al., 1997; Capaday et al., 1999).

Kapitel 3

3. Forschungsstand

Als eine Hauptfunktion des menschlichen Nervensystems gilt die koordinierte Kontrolle der Bewegungen der Gliedmaßen. „Coordinated motor activity enables an animal to explore its environment and to sample and attend to sensory stimuli...“ (Sporns & Edelman, 1993).

Durch die verschiedenen Ebenen des motorischen Systems wird auch von einer „distributed nature of motor control“ gesprochen (Lemon, 1999). Mittels verschiedener Techniken ist es möglich, diese Ebenen näher zu betrachten und die Anteile bei Regulierungs- und Aktivierungsprozessen zu definieren. Der Forschungsstand beleuchtet unterschiedliche Techniken bei der Evaluation der Kontrolle der verschiedenen Ebenen des motorischen Systems. Die Ergebnisse geben dabei detaillierte Informationen über die Beiträge der, an einer entsprechenden Bewegungsrealisation beteiligten, motorischen Zentren.

3.1. Interaktion mit variierenden Umweltbedingungen

Sporns und Edelman (1993) beschrieben, dass die Komposition des motorischen Apparates aus vielfältigen Verbindungen und Gelenken und einer noch größeren Anzahl an Muskeln eine große Fülle an Freiheitsgraden erzeugen kann, welche mitunter größer ist als der Arbeitsraum („workspace“), in dem das Organ operiert. In dem Beispiel des Berührens der Nasenspitze in Punkt 1 wurde bereits einführend darauf hingewiesen. Um die Redundanz des motorischen Systems zu kontrollieren, erfolgt auf neuromuskulärer Ebene die situationsangepasste, aktive Kontrolle der Gelenkstabilisation (Wübbenhorst & Zschorlich 2011). Die Umsetzung zielgerichteter Bewegungen erfordert jedoch nur einen bestimmten Teil der potentiell verfügbaren Mobilität des motorischen Systems (Kornecki 1992). Durch den Prozess der Gelenkstabilisierung werden aktiv (durch Muskeleinsatz) ungenutzte Freiheitsgrade der Bewegung eingeschränkt. Diese „constraint induced redundancy reduction“ (Gielen et al. 1995) ermöglicht es, auch bei Instabilität des Interaktionsmediums (z.B. dem Untergrund) gezielte Bewegungen auszuführen. Ferner muss bei Interaktion mit externen Objekten durch einen gezielten Einsatz der Muskulatur eine Kontrolle der gekoppel-

ten Mechanik des motorischen Systems mit dem Objekt erfolgen. Die Arbeitsgruppe um Kornecki zeigte in einer Reihe von Arbeiten die Auswirkungen einer variierenden Anzahl von Freiheitsgraden auf den Stabilisationsprozess in Gelenken bei Kraftübertragung auf ein externes System.

Bei Versuchen an den oberen Extremitäten untersuchten Bober, Kornecki, Lehr und Zawadzki (1982) den Effekt verschiedener Freiheitsgradbedingungen eines externen Systems während einer maximalen Kraftproduktion. Dazu wurde ein Testapparat eingesetzt, bestehend aus zwei austauschbaren mechanischen Verbindungen, welche einen fixierten Zustand oder wahlweise bewegliche Konfigurationen in vertikaler oder horizontaler Ausrichtung ermöglichten. Wurde nun ein maximaler Kraftstoß auf das externe mechanische System aufgebracht, konnten durch die simultane Registrierung der elektromyographischen und dynamometrischen Daten verschiedene Effekte auf das motorische System und die Umwelt (in Form des externen Systems) in Abhängigkeit von der wirkenden Bedingung nachgewiesen werden. So zeigte sich, dass mit Einführung der Freiheitsgrade in die Versuchsbedingungen die maximal aufgebrachten Kräfte sanken. Bober et al. (1982) beschrieben, dass bei stabilem System die größten Kräfte produzierbar waren und der Abfall bei den instabilen Bedingungen daher eine direkte Abhängigkeit der Instabilität darstellt. Die Größe des Kraftverlustes konnte dabei auf 20 bis 26 % beziffert werden. Die Ursachen des hohen Kraftverlustes wurden der **Muskelkoordination** zugeschrieben (ebd.). Ähnliche Ergebnisse zeigten sich auch bei Kornecki & Zschorlich (1994), Kornecki et al. (2001) und bei Wuebbenhorst & Zschorlich (2011) bei Betrachtungen von bis zu 3 Freiheitsgraden des externen Systems. Kornecki & Zschorlich (1994) bezifferten daher in diesen Versuchen die Effektivität der Krafterzeugung des Systems von Mensch und externem Objekt auf rund 80 % bei instabilen Bedingungen im Vergleich zu stabilen.

Der Stabilisierungsprozess drückt sich in den dargestellten Versuchen u.a. in Effekten auf die Kraftübertragung auf die Umwelt aus, bedingt jedoch auch Konsequenzen für das motorische System. So zeigten die Versuche, dass die erzwungene Stabilisierung des Handgelenks mit steigenden Freiheitsgraden signifikante Erhöhungen in den muskulären Aktivitäten in Form einer **Kokontraktion der stabilisierenden Muskeln** (bestehend aus Extensoren und

Flexoren) des Handgelenks und gleichzeitig eine verringerte Aktivität der antreibenden Muskulatur mit sich bringt (Kornecki et al. 2001).

„Stabilizing functions of skeletal muscles are necessary for the realisation of any intended and co-ordinated movement and cause significant changes in the muscular co-operation patterns.” (ebd.).

Bruhn (2003) erklärte in diesem Zusammenhang, dass die funktionelle Stabilisierung der Gelenke durch koordinierte Muskelkräfteinsetze als notwendige Voraussetzung für komplexere koordinative Aufgaben angesehen werden darf. Diese Notwendigkeit begründet sich, da bei einer Kraftübertragung auf die Umwelt die Stabilisation der gekoppelten Mechanik der Gliedmaßen mit der des Interaktionsmediums auf neuromuskulärer Ebene stattfinden muss, wenn die notwendige Stabilität nicht durch die Umwelt realisiert werden kann (Rancourt & Hogan 2009).

Kornecki et al. (2001) analysierten im Hinblick auf die Koordination von Stabilisierungsbewegungen die zeitlichen Aktivierungsmuster involvierter Muskeln. Sie unterschieden bei den Versuchen zwischen Handgriffen mit variierender Anzahl an Freiheitsgraden (DoF) (stabil mit 0 DoF, 1 DoF um die horizontale Achse, 2 DoF um horizontale und vertikale Achse und 3 DoF um horizontale, vertikale Achse und rotationale Bewegungen). Die Autoren konnten zeigen, dass bei instabilen Bedingungen alle untersuchten Muskeln (stabilisierende als auch antreibende) zeitlich vor dem Moment des Kraftansatzes aktiv waren, wobei meistens die stabilisierende Muskulatur die Bewegung initiierte. Bei stabilen Bedingungen hingegen zeigte die Stabilisatormuskulatur einen verzögerten Einsatz. Bober et al. (1982) begründeten dies mit der Notwendigkeit, die biokinematische Kette aufrecht zu erhalten, um auch bei instabilen Bedingungen Kraft auf ein externes Objekt ausüben zu können. Dieser Ansatz schließt ein, dass die Stabilisatormuskulatur die Bewegung initiiert, um die Kraftproduktion der Muskeln mit antreibender Funktion auf das externe System zu ermöglichen (ebd.). Das Handgelenk wurde dabei als das schwächste Glied („weakest link“) im System angenommen, welches daher auch zuerst stabilisiert werden musste (ebd.).

Bruhn (2003) betonte, dass die Gelenkstabilisation als Erscheinungsform der Bewegungskoordination gewertet werden muss. Der Mechanismus der Kokontraktion tritt in vielen Situationen auf, die ein hohes Maß an Stabilität des Gelenkes erfordern, an dem die Muskeln agieren (Nielsen & Kagamihara, 1993). Das Erlernen neuer motorischer Fertigkeiten oder die Prävention externer mechanischer Perturbationen sind Beispiele solcher Aufgaben (Smith 1981).

Da Muskeln nur Zugarbeit leisten können, muss mindestens ein Paar antagonistischer Muskeln des Gelenk kreuzen, um jeweils einen Freiheitsgrad zu begrenzen (z.B. Flexion-Extension; Adduktion-Abduktion) (Enoka, 1994). Die Koaktivierung antagonistisch arbeitender Muskeln ist daher als notwendige Bedingung bei der Aufrechterhaltung von Bewegungsstabilität zu sehen. Aus der gemeinsamen Aktivierung resultiert eine größere Stiffness³ des Gelenks als aus einer separaten Kontraktion einer der beiden antagonistischen Muskelgruppen (Nielsen et al., 1994; Carter et al., 1993; Akazawa et al., 1983; Feldman, 1980). Enoka (1994) beschrieb die Funktionalität der Koaktivierung als mechanischen Effekt, der das Gelenk steifer und damit schwerer perturbierbar macht. Baratta et al. (1988) konstatierten:

„We concluded that coactivation of the antagonist is necessary to aid the ligaments in maintaining joint stability, equalizing the articular surface pressure distribution, and regulating the joint's mechanical impedance.“

Die Ausführungen zeigen, dass die neuronale Strategie der antagonistischen Koaktivierung sich von der alleinigen Aktivierung eines agonistischen Muskels unterscheidet (Enoka, 1994). Als eine wichtige Eigenschaft antagonistischer Koaktivierung nennen Solomonow et al. (1987) zudem die dynamische Fähigkeit das Level der Aktivierung zu erhöhen, wenn das Level des Agonisten erhöht ist.

³ Eine Messung der Gelenk-Stiffness umfasst die Ermittlung der Ratio der Veränderung des muskulären Drehmoments zur Winkelveränderung (Enoka 2008, S. 151). Dieses Vorgehen wird kontrovers betrachtet und gilt nach Latash & Zatsiorsky (1993) als Messung der quasi-Stiffness, da intertile und visköse Komponenten nicht mit einbezogen sind. In der vorliegenden Arbeit wird von Stiffness nur im Zusammenhang mit der in den Originalarbeiten verwendeten Terminologie gesprochen.

Bruhn (2003) verdeutlichte die Funktionalität dieses Prozesses und erklärte, dass damit das resultierende Nettomoment der Muskelkontraktion den spezifischen Anforderungen der Bewegungsaufgabe angepasst wird.

Angesichts einer großen Anzahl möglicher Freiheitsgrade, die bei einer Bewegung vorkommen können, ist die aktive Gelenkstabilisierung als wichtig für die gezielte Umsetzung einer Bewegung anzusehen. Die Kontrolle einiger Freiheitsgrade eines Gelenks durch antagonistische Kontraktionen ist eine wichtige Aufgabe des Nervensystems um Bewegungen in anderen Gelenken zu ermöglichen (Kornecki, 1992). Auch Zschorlich (1997) bekräftigte die Bedeutung antagonistischer Muskelkoordination und sprach in diesem Zusammenhang von intermittierender Krafteinwirkung und einer genauen Dosierung der Kraft zu spezifischen Zeitpunkten, um eine Bewegung zu regulieren. Die antagonistische Kontraktion ist dabei mit dem Ziel der Zustandserhaltung verbunden, welches die Stabilität im Gelenk ermöglicht (ebd.).

Die adaptive Kontrolle muskulärer Aktivität über direkte Ansteuerung der motorischen Einheiten oder als reflexgesteuerter Beitrag zur Muskelaktivität erlaubt eine situationsadäquate Gelenkstabilisierung, welche an die Bewegungssituation angepasst ist. Die Modulation der Aktivität der Skelettmuskulatur erscheint dabei notwendig für die Umsetzung einer intendierten Bewegung. Kornecki (1992) betont, dass bei der aktiven Krafterzeugung auf ein externes Objekt die Koordination des nervalen mit dem motorischen System notwendig ist und die Blockade einiger Gelenke bedingt, um simultan gekoppelte Bewegungen in anderen Gelenken zu ermöglichen. Somit ist es eine der wichtigsten Aufgaben der zentralnervösen Systems, die bei einer Bewegung ungenutzten Freiheitsgrade durch antagonistische Muskelaktionen zu kontrollieren (ebd.).

„Thus, the muscular stabilization process consists in putting active muscular constraints on temporarily redundant degrees of freedom within the nervous system and in stabilization of the excessive mobility of external objects.“ (ebd.)

3.2. Reflexive Steuerung

Im Bewegungsvollzug, sogar bei den simpelsten Bewegungen, erhalten die Motoneurone nicht nur ein Sperrfeuer („barrage“) an bewegungsrelevantem Input von vielen sensorischen Rezeptortypen, sondern auch von höheren motorischen Zentren (Enoka, 1994; Rudomin & Schmidt, 1999). Der gesamte Input muss gezielt organisiert werden um eine gewünschte Aktivierung der Muskulatur zu erreichen (Fournier & Pierrot-Deseilligny, 1989; Windhorst, 1988). Die Konvergenz zwischen deszendierendem supraspinalen Input und sensorischem Feedback bezeichnet Nielsen (2004) als „cornerstone“ in der zentralen Kontrolle von Bewegungen. Aus diesen Überlegungen heraus plädierte Nielsen (2004) dafür, den Begriff ‚Reflex‘ durch eine Umschreibung zu ersetzen: „sensory feedback contribution to control of movement“. Obwohl Reflexe in den neuronalen Regelkreisen durchaus entstehen können, ist dieser Mechanismus jedoch keine normale Funktion der Leitungsbahnen bei gewöhnlichem Verhalten (ebd.). Bruhn (2003) nutzte den Begriff ‚Sinnesqualitäten‘ oder ‚propriozeptive Qualitäten‘. Die Unterscheidung lässt erkennen, dass es nicht möglich ist, die funktionelle Bedeutung eines Reflexes zu beurteilen, ohne dessen Integration mit zentralen Kommandos der Bewegung zu beachten (Nielsen, 2004). Um nicht sinnentstellend zu arbeiten, soll für die folgenden Ausführungen trotzdem der Begriff ‚Reflex‘ Anwendung finden, da er in den dargestellten Originalarbeiten verwendet wurde.

Enoka (1994) betont, dass auf spinaler Ebene interneuronale Verschaltungen Einfluss auf die Synthese des sensorischen Feedbacks mit zentralen Kontrollkommandos besitzen. Entscheidende Bedeutung erlangt diese Differenzierung, da Reflexe nicht fest (im Sinne von unveränderbar) sind, sondern deutlichen Modifikationen während der Bewegung unterliegen (ebd.).

“Strong evidence supports the notion that segmental reflexes are not fixed motor patterns, but rather are highly modifiable and can be made to suit the needs of the situations.” (Llewellyn et al., 1990)

Franklin und Wolpert (2008) konnten zusätzlich zeigen, dass die Modulationen von Reflexantworten auf visuelle Perturbationen eine Abhängigkeit von der Re-

levanz der Änderungen für die Erfüllung der Aufgabe aufweisen. Während aufgabenrelevante Veränderungen eine Erhöhung der Reflexantwort nach sich zogen, wiesen nicht relevante Veränderungen eine Suppression der Antworten im Vergleich zu unperturbierten Bewegungen auf (ebd.). Die Autoren schlussfolgern, dass das Zentralnervensystem das Ausmaß der Reflexantwort kontrolliert und dieser Kontrolle eine Abschätzung der Bedeutung für die Aufgabe zugrunde liegt.

Die Bedeutungen von Reflexen für die menschlichen Lokomotionsbewegungen sind vielfältig. Nielsen (2004) erklärte, dass über sensorisches Feedback, welches durch Reflexe erzeugt wird, eine Aktivierung der Motoneurone des Muskels stattfindet. Christensen et al. (2001) belegten in diesem Zusammenhang einen Beitrag zur Kraftproduktion während des Gangs. Bei Sinkjaer (1996) finden sich Aussagen über reflexbezogene Aktivierung der Muskulatur bei Perturbationen. Generell zeigten Studien menschlicher Lokomotionsbewegungen deutliche Modulation reflektorischer Beiträge in Relation zur jeweiligen Phase der Bewegung (z.B. Pyndt & Nielsen, 2003; Capaday und Stein, 1986; Kimura et al., 2006; Krutky et al., 2010) und der Intensität und Art der Bewegung (Capaday und Stein, 1987; Llewellyn et al., 1990; Krutky et al., 2010). Zehr und Stein (1999) sprachen angesichts dieser Erkenntnisse von einer Plastizität der Reflexantworten. Die Reflexmodulation gilt dabei als „behaviourally relevant“ und zeichnet sich durch eine **Aufgaben-, Phasen- und Intensitätsbezogenheit** aus (ebd.). Zu ergänzen ist hier die bereits erwähnte Abhängigkeit der Reflexantwort von der Relevanz für die Bewegungsaufgabe. Bruhn (1999) führte aus, dass die reflektorische Ansteuerung der Muskulatur gerade im Zusammenhang mit der funktionellen Gelenkstabilisierung eine bedeutende Rolle spielt. Taube et al. (2008) erklärten überdies, dass eine Reflexaktivierung zur aktuellen Muskelaktivität hinzugefügt werden kann und somit u.a. zu einer erhöhten Effektivität beim Dehnungs-Verkürzungszyklus bei Sprungbewegungen führt.

Nielsen (2004) unterstreicht zudem, dass Reflexe während willkürlicher Bewegung nicht in Isolation evoziert werden. Sie stellen viel mehr einen **integrierten Teil des zentralen motorischen Kommandos** dar, welches die Muskeln während der willkürlichen Bewegung erreicht.

Die Bedeutung der Kokontraktion für die Gelenkstabilisierung wurde bereits in Punkt 3.1. erwähnt. Zusätzlich zu der Stiffness, welche durch die Aktivierung der Muskeln erzielt wird („non-reflex-stiffness“; Nielsen et al., 1994) ist es möglich, durch den veränderten reflexgesteuerten Beitrag eine Stabilitätsregulation durch das zentralnervöse System des entsprechenden Muskels zu erzielen („reflex stiffness“; ebd.). Die Stabilitätsregulation über reflektorische Beiträge kann dabei verletzungspräventiv wirken, da die Zeiträume für einen Verletzungsmechanismus (z.B. Umknicktrauma) in der Regel kurz sind, sodass eine Willkürkontraktion der Muskulatur nicht schnell genug intervenieren kann, um das Gelenk vor Verletzung zu schützen (Alt, 2001).

Als eine Möglichkeit der Aufschlüsselung spinaler Kontrollprozesse der Motorik gilt der H-Reflex, der als elektrisch evozierte Äquivalent zum Stretch-Reflex angesehen wird (Misiaszek, 2003). In der näheren Betrachtung zeigen sie jedoch Unterschiede. Capaday und Stein (1986) beschrieben, dass beide in großen Teilen von synaptischen Verbindungen der Ia-Afferenzen und den α -Motoneuronen abhängen sowie ähnliche zeitliche Profile existieren, die Muster der Bahnung und Hemmung jedoch unterschiedlich ausfallen. Limitiert wird der H-Reflex dadurch, dass er nicht die Änderungen in der fusimotorischen Aktivierung oder die Mechanik des Muskel-Sehnen-Apparates reflektiert, da er die Muskelspindeln umgeht (Ferris et al., 2001). Als Ergebnis gilt der H-Reflex nicht immer als „behaviourally relevant“, erlaubt allerdings Aussagen über die rein spinal vermittelte Reflexmodulation (ebd.). Der H-Reflex bietet durch die elektrische Evozierung jedoch vergleichsweise bessere methodische Möglichkeiten und ist weniger abhängig von peripheren Effekten auf das fusimotorische System (Capaday und Stein, 1986). Durch die zumindest physiologische Vergleichbarkeit beider Reflexarten, werden Veränderungen im Auftreten der durch den H-Reflex ausgelösten, motorischen Antwort (z.B. veränderte Amplitudengrößen) der spinalen Ebene zugeordnet.

Seit den 70er Jahren haben viele Studien dokumentiert, wie die Integration motorischer Kommandos und sensorischen Feedbacks genutzt wird, um Muskelaktivität bei Bewegungen zu kontrollieren (Nielsen, 2004).

In der Betrachtung funktioneller Bewegungsabläufe erkannten Capaday und Stein (1986):

„...the strong modulation of the H-Reflex during locomotion in normal human subjects and the difference between the modulation of this reflex during walking and standing“.

Sie ließen dazu Probanden auf einem Laufband gehen und lösten am Tibialisnerv den H-Reflex des M. soleus aus. Als Vergleich dienten Versuche, bei denen die Probanden bei unterschiedlichen Leveln der Aktivierung stehen mussten und somit eine tonische Kontraktion erzeugten. Als Grundlage der Betrachtungen galten EMG-Analysen des M. soleus und des M. tibialis anterior.

Die EMG-Daten zeigten unterschiedliche Aktivierungsmuster beim Gang, resultierend aus den verschiedenen Beiträgen der Muskeln an der Bewegung.

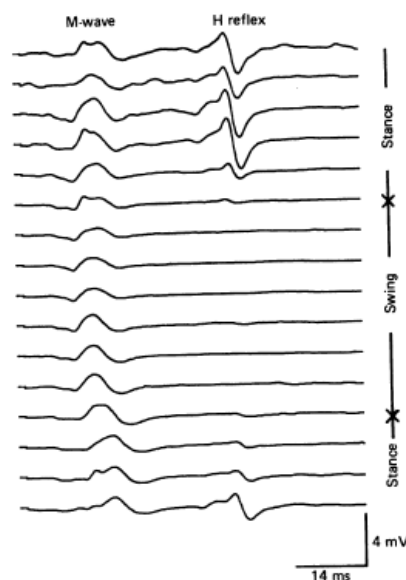


Abb. 16. Beispiel für Reflexmodulation (M. soleus) während Lokomotionsbewegungen (dargestellt sind 16 Phasen während des Laufzyklus) (nach Capaday & Stein, 1987)

Die Autoren erkannten, dass die Reflexamplitude des M. soleus während der Standphase des Gehens erhöht, während der Schwungphase hingegen verringert ist. Bestätigt wurden diese Erkenntnisse unter anderem von Sinkjaer (1996):

„..., with a maximal amplitude in the stance phase and a complete suppression of the amplitude in the transition from stance to swing, and in late swing...one half the value of the maximal amplitude.“

In den Betrachtungen der Standversuche zeigte sich eine wesentliche geringere Zunahme des Reflexes bei steigender Muskelaktivität, jedoch ausgehend von höheren Amplituden bei vergleichsweise geringerer Muskelaktivität als im Gang (ebd.). Die Autoren vermuten, dass die Modulation nicht nur eine einfache passive Konsequenz des Erregungslevels der α -Motoneurone ist, sondern von zentralen Mechanismen beeinflusst wird. Über diesen Effekt wäre die Modulation durch einen konstanten afferenten Zustrom während der Bewegung bei veränderter motoneuronaler Ansteuerung erklärbar. Eine weitere Deutung ist die erhöhte Entladungsfrequenz der Ia-Afferenzen während des Gehens. Diese resultiert in einer Depression der Transmitterfreisetzung und folglich geringeren erregenden Potentialen.

Die erhöhten Werte des H-Reflexes waren vorrangig während postural relevanten Zeitpunkten nachweisbar. Capaday und Stein (1986) erklärten deshalb: „The highest values of the stretch reflex during walking are therefore timed to resist the stretch of the ankle extensors...“. Die Rolle der Reflexe während der Bewegung wurde somit als untergeordnet für die Schwungphase und wichtig für die Standphase interpretiert (Christensen et al., 2001). Zehr und Stein (1999) schrieben den involvierten Leitungsbahnen daher einen funktionellen Beitrag zur Kraftproduktion zu. Unterstützt wurden diese Annahmen von Yang et al. (1991). Sie beschäftigten sich mit dem Beitrag peripherer Afferenzen zur Aktivierung des M. soleus beim Gang. Über ein pneumatisch arbeitendes Gerät konnte eine Dehnung des Soleusmuskels durch ein rapides Anheben des Vorfußes während der Standphase des Ganges erwirkt werden. Die Reize wurden in einer randomisierten Folge zu 16 möglichen Phasen des Schrittzyklus mit einer Geschwindigkeit von 40 bis 100 Grad pro Sekunde gegeben. Über EMG-Aufnahmen des M. soleus (SOL) und M. tibialis anterior (TA) wurden die Auswirkungen des so erzeugten afferenten Feedbacks bewertet. Alle Probanden zeigten eine frühe exzitatorische Reaktion des Soleusmuskels und eine spätere exzitatorische Reaktion des TA. Die Varianz der Antworten wurde dabei maßgeblich durch die einwirkende Geschwindigkeit des Reizes bestimmt. Die Autoren vermuten daher, dass ein geschwindigkeitssensitives Element substantiell zur Aktivierung des SOL beiträgt. Der vermutete Beitrag zur Aktivierung konnte auf 30% bis 60% der frühen SOL-Aktivität beziffert werden. Die Gruppe wies

somit nach, dass muskelafferenter Input zu einer signifikanten Aktivierung der Fußgelenksextensoren während des Stands beiträgt.

Aus diesen Überlegungen heraus wird den Reflexen eine wichtige Funktion in der Stabilisierung während menschlicher Lokomotionsbewegungen (Christensen, 2001; Zehr & Stein, 1999) und eine Einflussnahme auf die Kontrolle muskulärer Aktivitäten durch eine Funktion als **spinal organisiertes physiologisches „Fehlersignal“** beigemessen (Nielsen, 2004). Aufgrund der Ergebnisse von Capaday und Stein (1986) gilt ein Beitrag der Reflexe zur Kraftproduktion der Muskulatur als wahrscheinlich, was durch Yang et al. (1990) und Sinkjaer (1996) zusätzlich gestützt wird.

Die Auswirkungen von „reduced body weight load“ und damit Modulation der Muskelaktivität auf den H-Reflex während des Gangs und des Laufens untersuchten Ferris et al. (2001). Sie ließen die Probanden auf einem Laufband bei 1,25 m/s gehen und bei 3 m/s laufen. Ein „reduced gravity simulator“ erzeugte vier verschiedene Gravitationslevel (1.0, 0.75, 0.5 und 0.25 g). Kinematische Parameter wurden durch die Erfassung der Schrittfrequenz und Bewertung der Winkelveränderung mittels eines Goniometers gemessen. Die Auswirkungen dieser veränderten Gravitation für den M. soleus (SOL), M. gastrocnemius medialis (MG), M. tibialis anterior (TA) und den M. vastus lateralis (VL) wurden elektromyographisch erfasst. Die Stimulation des H-Reflexes erfolgte am Tibialisnerv für den SOL.

Die reduzierte Gravitation veränderte nicht die Bewegungsmuster der Probanden. Die kinematischen Parameter aller Level ähnelten sich. Die Muster der Muskelaktivierung waren ebenfalls vergleichbar, obwohl die EMG-Amplituden der meisten Muskeln bei reduzierter Gravitation geringer wurden. Sowohl beim Gang, als auch beim Laufen konnte außerdem eine Verringerung der H-Reflex-Amplitude bei reduzierter Gravitation aufgezeigt werden. Die geringsten Amplituden waren bei der Kondition mit 0.25 g nachweisbar. Beim Vergleich der Reflexamplitude mit den Leveln der Muskelaktivitäten wurde festgestellt, dass die **Reflexmodulation unabhängig von der Muskelaktivität** auftrat. Neuronale Mechanismen für die Einstellung des H-Reflexes scheinen also unbeeinflusst durch Änderungen in der Motoneuronen-Rekrutierung. Im Vergleich des Gangs

mit dem Laufen zeigte sich, dass der H-Reflex im Gang eine geringere Schwelle aufweist, als beim Laufen. Ein bestimmtes afferentes Signal der Muskelspindeln produziert demnach eine größere efferente Antwort im Gang als im Lauf, der Level der Muskelrekrutierung ist jedoch nicht ausschlaggebend. Der Vergleich des H-Reflex gains (Anstieg der Regressionsgeraden im H-Reflex-Amplituden–Aktivitäts-Diagramm) von Gang und Lauf erwies sich im Gegensatz zu vorangegeganenen Studien als nicht voneinander verschieden, zeigte bei beiden Lokomotionsarten jedoch eine Unabhängigkeit vom Level der Gravitation. Die Schwellenmodulation durch GABA-Rezeptoren in Form der präsynaptischen Hemmung (PSI) gilt dabei als wahrscheinlicher Mechanismus. Die Autoren vermuten, dass die Wirkung der PSI sich angesichts gleicher absoluter H-Reflex-Amplituden beim Gang und beim Lauf trotz variierender Hintergrund-EMGs zeigt. Durch den Einfluss fusimotorischer Aktivität kann der Stretch-Reflex dann an die Bedürfnisse der beiden verschiedenen Gangarten angepasst werden (ebd.).

Die Relevanz des reflektorisch generierten afferenten Feedbacks und die Möglichkeit der Anpassung des Beitrags von peripheren Feedback-Systemen an die Bewegungsaufgabe zeigten sich in den beschriebenen Versuchen deutlich.

3.2.1. Einfluss von Instabilität auf die reflektorische Aktivierung

„The FSR (functional stretch reflex, Anm. d. Verf.) could provide rapid compensation for postural disturbances, but only when this reflex was appropriate to the task...” (Nashner, 1976)

In dem Schema reflektorischer Aktivierung repräsentiert das Motoneuron das zentrale Element, zu welchem afferenter und supraspinaler Input dirigiert werden (Enoka 1994). Das Motoneuron ist jedoch nicht das hauptsächlich integrierende Element für die Bewegungskontrolle (ebd.). Eine Vielzahl von synaptischen Verbindungen auf spinaler Ebene formt die Basis für Interaktionen zwischen neuronalen Elementen (ebd.). Diese Interaktionen beinhalten die Summation erregender (exzitatorischer) oder hemmender (inhibierender) Einflüsse. Dabei ist viel mehr das Interneuron der fokale Punkt der Integration dieser Ein-

flüsse (Illert und Kuhtz-Buschbeck, 2006). Enoka (1994) beschrieb den Hauptvorteil dieses Schemas darin, dass es eine größere Flexibilität in der input-output-Kopplung erlaubt. So besteht eine Möglichkeit der selektiven Gewichtung des Einflusses einzelner Afferenzen auf die efferente Aktivierung der Muskulatur darin, eine zentrale Regulation über präsynaptisch hemmende Mechanismen auszuüben (Dietz et al., 1990; Bruhn, 2003). Über diese Adaptivität der Reflexantworten kann auf verschiedene Umweltbedingungen reagiert werden. Von besonderem Interesse war daher in vergangenen Jahren die Modulierbarkeit von Reflexen über verschiedene Mechanismen in Abhängigkeit des Umweltkontextes.

Sefton et al. (2007) untersuchten im Hinblick auf die präsynaptische Inhibition die Wirkung von Situationen, welche die Stabilisierung unterschiedlich stark beanspruchten. Die Abbildung 17 verdeutlicht den experimentellen Aufbau. Auf diese Art wurde die Wirkung variierender Stabilitätsbedingungen im Einbeinstand auf die Amplitude des Soleus H-Reflexes untersucht, was enge Parallelen zur Grundintention dieser Arbeit schafft, sich jedoch von der Methodik zur Erzeugung von Instabilität und der Aufgabe selbst deutlich unterscheidet.

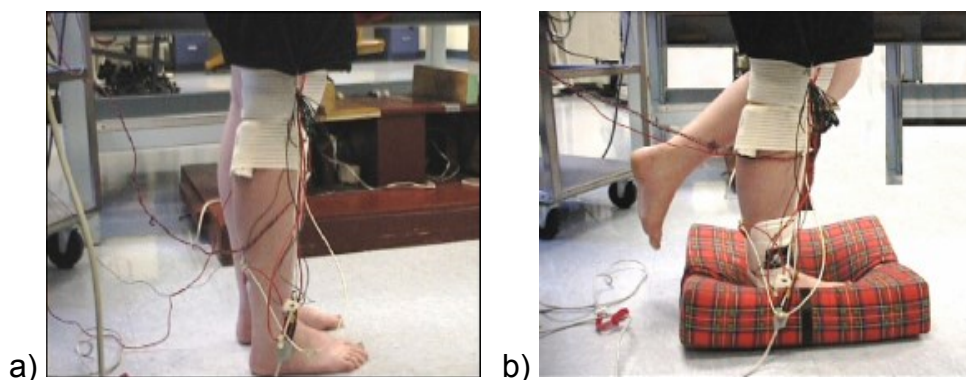


Abb. 17. Versuchsaufbau bei Sefton et al. (2007). Im Einbeinstand wurde die Wirkung posturaler Instabilität im Stand auf festem Boden (a) und unter erschwerten Bedingungen (b) getestet.

Die Wirkung der posturalen unterschiedlich stark herausfordernden Situationen (Abb. 17 b) wurde durch Messungen des Soleus-H-Reflexes in den beiden Situationen mit und ohne Orthese untersucht. Als Grundlage galt ein Doppel-Puls-Paradigma, welches in einem Interstimulusintervall von 80 ms bei gleicher Intensität gegeben wurde. Die Ergebnisse belegten, dass die Situation mit der **instabilen Oberfläche deutliche höhere Depressionen der H-Reflexamplitude** hervorrief, als die Situation bei festem Stand. Die Applikation

der Orthese zeigte keine verändernde Wirkung. Die Autoren schlussfolgerten, dass die instabile Situation eine Depression des Motoneuronenpools bedingt, was in der Konsequenz Überkorrekturen bei der Aufrechterhaltung der Standstabilität vorbeugen kann. In diesem Zusammenhang wird die Wirkung einer intrinsischen PSI während der instabilen Bedingung dafür verantwortlich gemacht.

Nielsen et al. (1993) verglichen zuvor bereits die maximale Soleus H-Reflex-Amplitude von 17 untrainierten, 46 trainierten Probanden und 7 Tänzerinnen des dänischen Nationalballetts. Das Verhältnis der maximalen H-Welle (Hmax) zur maximalen M-Welle (Mmax) zeigte sich bei den herkömmlich trainierten Probanden deutlich höher als bei den Untrainierten. Klar verringert zeigte sich dieses Verhältnis jedoch bei den Balletttänzerinnen. Der Vergleich offenbart, dass die balancetrainierten Tänzerinnen eine niedrigere neuromuskuläre Erregbarkeit spinaler Reflexe aufweisen.

Mittels eines verstärkt funktionellen Ansatzes stellten Llewellyn et al. (1990) normale Gangbewegungen erschweren posturalen Bedingungen gegenüber. Sie unterschieden hierbei zwischen dem normalen Gang auf dem Laufband und unter erschweren Bedingungen auf einem engen Balken („beam“), welcher 2.5 cm breit und 34 cm hoch war. Die schwierige Situation auf dem Balken bedingte, dass die normalen reziproken Aktivierungsmuster des Tibialis und des Soleus, wie sie auf dem Laufband auftraten, durch eine dominante Kokontraktion der beiden Muskeln ersetzt wurden. Zudem zeigte sich die Dauer des Schrittzyklus variabler und die Schwungphase deutlich reduziert. Beide Aufgaben bedingten eine deutliche Modulation der Soleus-H-Reflexe, die Situation „Balken“ zeigte jedoch im Durchschnitt 40% reduzierte H-Reflex-Amplituden im Vergleich zum normalen Gang. Die Quantifizierung des Verhältnisses Soleus-EMG-Amplitude zu H-Reflex-Größe zeigte zudem, dass die Regressionsgerade einen 41% geringeren Anstieg in der postural herausfordernden Situation aufwies. Einen funktionellen Erklärungsansatz formulieren die Autoren folgendermaßen:

„...: in difficult motor tasks, proprioceptive sensitivity is elevated, providing supraspinal areas with increased feedback gain and resolution, but in the segmental stretch reflex arc this increased gain could cause instabil-

ity and so is compensated for by attenuation of Ia-motoneuronal transmission.” (ebd.)

Llewellyn et al. (1990) vermuten eine verstärkte **präsynaptisch wirkende reziproke Inhibition des M. tibialis anterior auf den motoneuronalen Pool des Soleus**.

Den angenommenen Zusammenhang zwischen erhöhter präsynaptischer Inhibition der Soleus-Ia-Afferenzen und der Kokontraktion bestätigten u.a. Nielsen und Kagamihara (1993) durch die Analyse von post-stimulus Zeithistogrammen. Eine Fazilitierung des Soleus-H-Reflexes durch Stimulation des femoralen Nervens zeigte sich bei Kokontraktion des agonistisch-antagonistischen-Systems von Tibialis und Soleus deutlich verringert. Zudem erwies sich, dass die Fazilitierung durch den konditionierenden Reiz vor der Kokontraktion verringert war, jedoch nicht vor isolierter Plantarflexion. Als Folge schlussfolgerten die Autoren, dass die PSI zentralen Ursprungs ist, was u.a. auch in separaten Experimenten durch Schneider und Capaday (2003) bestätigt wird. Funktionell begründen Nilesen und Kagamihara (1993):

„It is suggested that the increase of presynaptic inhibition observed during co-contraction may be instrumental in avoiding oscillations in the agonist-antagonist-system.”

Auch Trimble und Kocaja (2001) konnten zeigen, dass Reflexe auf segmentalem Level funktionell an die Situation adaptieren. Sie nutzten dazu ein Balancetraining und verglichen das Stehen auf einer „normal base of support“ (NBOS) und einer Plattform mit einer „reduced base of support“ (RBOS) in sagittaler Ebene. Das Evozieren des Soleus-H-Reflexes diente in diesen Versuchen jedoch als posturale Perturbation und die Probanden sollten den Reflex nach Möglichkeit unterdrücken, um den Balancestatus aufrecht zu erhalten. An drei Tagen wurden so die Adaptationsprozesse evaluiert. Es zeigte sich im Vergleich von NBOS und RBOS, dass die anfängliche H/M-Ratio der Soleus-H-Reflex-Stimulationen in der RBOS-Bedingung um 9% reduziert war. Mit dem Training zeigte sich eine Verringerung um 22% bei Tag 1, 18% bei Tag 2 und 6% bei Tag 3. Die Ergebnisse bestätigen zum einen die Tendenzen der Reflexmodulation bei unterschiedlichen Graden der Instabilität. Zudem vermuteten

die Autoren, dass die Ergebnisse Langzeitadaptationen des segmentalen Stretch-Reflex-Systems widerspiegeln.

Zusammenfassend lässt sich konstatieren, dass in den dargestellten Studien die Reduktion in der Ia-afferenten Übertragung zu den Motoneuronen in energisierenden und fordernden Aufgaben bzw. Phasen ein bestimmendes Charakteristikum darstellt. Die Organisation der Beitragsregelung des afferenten Feedbacks über neuronale Kontrollmechanismen (z.B. präsynaptische Inhibition) ist als essentiell für die situationsadäquate Steuerung des Effektorsystems anzusehen. Die spezifischen Muster der Reflexaktivitäten sowie deren Bedeutung für die neuromuskuläre Kontrolle koppeln sich an den jeweiligen biomechanischen Kontext der Aufgabe und sind durch das Zusammenspiel der, an einer Aufgabe beteiligten, Muskulatur stark beeinflussbar.

Eine Möglichkeit der regulatorischen Einflussnahme ist in diesem Zusammenhang die Kokontraktion antagonistischer Muskeln (Nielsen et al., 1994). Dabei erhöht sich die Stabilität des Fußgelenks deutlich bei starker Kokontraktion im Vergleich zu isolierter Plantarflexion. Bei geringen Leveln der Kokontraktion zeigte sich hingegen eine geringere Stabilität als bei schwacher Plantarflexion (ebd.). Die erhöhte Stabilität bei Kokontraktion erklärt sich in diesem Zusammenhang aus dem mechanischen Beitrag der Aktivität des Antagonisten. Die verringerte Stabilität bei schwacher Kokontraktion kann dabei vorrangig durch Modulation der Reflexstiffness verursacht werden (ebd.; Carter et al., 1993).

Hulliger et al. (1989) wiesen jedoch auch erhöhte fusimotorische Aktivität unter postural herausfordernden Bedingungen bei Experimenten an Katzen nach. Die erhöhte Stretch-Sensitivität der Spindeln würde in einem größeren Netto-Input und eine bessere ‚signal-to-noise-ratio‘ der an das zentrale Nervensystem übertragenen Informationen bedeuten (Llewellyn, 1990). Die Kombination aus erhöhter fusimotorischer Aktivität bei gleichzeitig reduziertem Nutzen der afferenten Bahnen ermöglicht eine differenzierte Bewältigung anspruchsvoller Bewegungsaufgaben (Capaday et al., 1995; Capaday und Stein, 1987). Ferner betonen Shemmell et al. (2010), dass Änderungen der fusimotorischen Aktivität,

unabhängig von der Aktivität extrafusaler Muskeln, genutzt werden kann, um die Sensitivität der Muskelspindeln adäquat auf die Aufgabe einzustellen.

Bestätigung findet die engere Kontrolle Ia-afferenten Feedbacks in instabilen Situationen in den dargestellten Untersuchungen (Sefton et al., 2007; Capaday und Stein, 1986; Llewellyn et al., 1990). Die Kontrolle des destabilisierenden Potentials der Reflexe, welche mit einer hohen Übertragung Ia-afferenten Feedbacks verbunden ist, gilt dabei als essentiell (Llewellyn, 1990). Nashner (1976) beschrieb, dass der funktionelle Stretch-Reflex adaptiv abgemildert war, wenn die Stiffness des Fußgelenks anterior-posteriore Stabilität im Stand destabilisierte. Unangepasste Reflexe hingegen erhöhten die Schwingungsamplitude im Stand.

Die Bedeutung des Beitrags von feed-forward und feed-back Strategien während der Kontrolle unstabiler Situationen untersuchten Finley et al. (2012). Gegenstand der Untersuchung war eine Aufgabe, in der die Probanden stabile oder instabile Interaktionen mit einem Servomotor kontrollieren mussten. Im Fokus lag die Evaluation des Einflusses dieser Situationen auf die Kokontraktion von Fußgelenksmuskeln und die Stretch-Reflexe. Entgegen ihrer eigenen Hypothese fanden die Autoren, dass die Stretch-Reflexe eine geringere Amplitude in der instabilen Situation aufwiesen, die Aktivitäten bei den Kokontraktionen der untersuchten Muskeln (soleus, medialer und lateraler gastrocnemius, tibialis anterior) jedoch deutlich stiegen. Demzufolge wurde die durch die Aufgabe beeinträchtigte Stabilität im Sprunggelenk durch die erhöhte Aktivität in Form von Kokontraktion aufrechterhalten, wobei der Beitrag peripheren Feedbacks einer deutlichen Regulation (Reduktion) unterlag, jedoch eine entscheidende Funktion erfüllt.

„Our results..., demonstrating that co-contraction is used to increase ankle stiffness during the interaction with unstable loads, but that these increases alone are likely insufficient to provide stability.” (ebd.)

Der angepasste Level der Kokontraktion bei Veränderung der Stabilität der Aufgabe gilt als Ausdruck einer regulierten feed-forward Kontrolle, welche durch

adaptierende feed back-Mechanismen (Stretch-Reflex-Reduktion bei Instabilität) bei der neuromuskulären Kontrolle ergänzt wird (ebd.).

Durch die Natur der Aufgabe (Interaktion mit verschiedenen Umweltbedingungen im Sitzen) können deutliche Parallelen zu dieser Untersuchung gezogen werden. Es muss jedoch beachtet werden, dass Gegenstand der vorliegenden Studie die Erfassungen neuronaler Veränderungen während der Bewegung ist, während bei Finley et al. (2012) Stabilitätsvariationen ohne Veränderungen kinematischer Parameter untersuchten. Dennoch unterstreicht Finley's Untersuchung das Zusammenspiel von feed-forward und feed-back Systemen und die Notwendigkeit der situationsangepassten Regulation.

Im Hinblick auf Veränderungen von Interaktionsbedingungen mit der Umwelt konstatierten Goulart et al. (2000):

„Changing the position of the body...implies a change in the composition of the afferent volley generated by inputs from several joint, muscle, and skin receptors. The effects of such inputs on alpha motoneurons of leg muscles must be carefully controlled by supraspinal centers to prevent unwanted disturbances during maintenance of a posture or performance of a task.”

Der integrative Prozess sensorischen Feedbacks in motorische Kommandos erlaubt eine situationsadäquate Regulation motorischer Prozesse als Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen. Dietz (1996) fasst die Zusammenhänge folgendermaßen zusammen:

„The spinal reflex has been suggested as functioning so as to adapt the pre-programmed leg muscle motor patterns to the terrain encountered and to compensate for unexpected changes in ground level.”

3.2.2. Modulation reflexiven Feedbacks bei Interaktion mit der Umwelt

Die bisherigen Ausführungen zeigen, dass unter dem Einfluss verschiedener Umweltbedingungen (z.B. Instabilität) Veränderungen der Muskeldynamik in Form adaptierten reflexiven Feedbacks messbar war. Der Vergleich mechanisch stabiler mit instabilen Bedingungen, welcher auch die Grundlage dieser Studie bildet, bietet gute Möglichkeiten die Regulationsmechanismen des neu-

romuskulären Systems als Antwort auf die unterschiedlichen Zustände des jeweiligen Interaktionsmediums zu charakterisieren. Krutky et al. (2010) konnten zeigen, dass aufgabenspezifische Reflexmodulationen in Abhängigkeit der mechanischen Eigenschaften der Umwelt relativ zu denen des Armes auftraten. Diese Spezifität in den neuromuskulären Regelungsprozessen trat vorrangig auf, wenn die Perturbation entlang der destabilisierenden Umweltinteraktion gerichtet war. Als Resultat zeigte sich die Sensitivität des Stretch-Reflexes deutlich **erhöht bei Interaktion mit destabilisierenden (instabilen) Umweltbedingungen**. Die Ergebnisse demonstrieren, dass hochadaptive, unwillkürliche Mechanismen die Stabilitätseigenschaften der Gliedmaßen als Antwort auf instabile Bedingungen des Interaktionsmediums modulieren können (ebd.) Diese Modulation erwiesen sich als aufgabenspezifisch und gekoppelt an die mechanischen Eigenschaften der Umwelt relativ zu denen des Arms. Wird während der Interaktion die Stabilität nicht durch die mechanische Umwelt bereitgestellt, muss das neuromuskuläre System diese Funktion übernehmen, um die Stabilität des Bewegungsvollzugs sicherzustellen (Perreault et al., 2008). Die Erhöhung der Sensitivität des Stretch-Reflexes und demnach ein erhöhter Beitrag afferenten Feedbacks für die Kontrolle der Stiffness, konnte auch beim Zusammenspiel mit nachgiebigen (instabilen) im Vergleich zu rigiden Interaktionsflächen aufgezeigt werden (ebd.). Erzeugten die Versuchspersonen eine konstante Kraft gegen ein externes Objekt mit unterschiedlichen Graden der Stabilität, zeigten sich die elektromyographischen Antworten (Reflexamplituden) von mono- und biartikulären Muskeln der oberen Extremitäten erhöht bei Instabilität im Vergleich zu stabilen Bedingungen, ohne dass der Level der Muskelkontraktion verändert war (ebd.). Eine Änderung der Koordinationsmuster der Reflexmodulation trat jedoch nicht auf (ebd.). Diese Ergebnisse unterstreichen den Einfluss reflex-induzierter Stabilitätsregulation bei der Kontrolle motorischer Aufgaben. Die Tendenz der Ergebnisse (erhöhte Reflexaktivität bei Instabilität) stellt jedoch einen Gegensatz zu den in Punkt 3.2.1. geschilderten Ergebnissen bei Untersuchungen an unteren Extremitäten dar. Die Bedeutung der Stabilität für die gezielte Bewegungsausführung unter dem Einfluss freier und mechanisch beschränkter Bewegungen untersuchten auch Damm et al. (2008). Die zwei unterschiedlichen Bewegungsklassen (frei und beschränkt) stellen individuelle Anforderungen an die Kontrolle der Stiffness, da freie Bewegungen keine

Stabilität durch die mechanische Umwelt erfahren. Demzufolge erlaubt die Interaktion mit mechanisch stabilen Oberflächen eine Minimierung der nötigen Stabilität der involvierten Gliedmaßen, wenn einem zuvor definierten Bewegungsweg gefolgt werden soll. Freie Bewegungen hingegen erfordern für diese Aufgabe eine erhöhte neuromuskuläre Stiffness (ebd.). Im Gegensatz zu Krutky et al. (2010) und der eigenen Hypothese der Autoren zeigten sich jedoch erhöhte Reflexamplituden (gemessen durch den H-Reflex) in den mechanisch beschränkten (d. h. durch die Interaktion stabilisierte) Bewegungen. Die Organisation der Bewegungskontrolle erwies sich zudem durch eine verstärkte Koaktivierung antagonistisch arbeitender Muskeln unter dem Einfluss mechanischer Instabilität (durch die freien Bewegungen) geprägt. Die physiologische Basis der Stabilitätsregulation unterscheidet sich jedoch von anderen Ergebnissen dahingehend, dass verringerte Reflexbeiträge in freien (mechanisch instabilen Bewegungen) auftraten. Diese Ergebnisse sind in Analogie zu Llewellyn et al. (1990), Finley et al. (2012) oder Sefton et al. (2007) (siehe Punkt 3.2.1.) bei Untersuchungen der unteren Extremitäten zu sehen. Diese Studien verdeutlichen den Einfluss der Regulation afferenten Feedbacks auf die Kontrolle aktueller Bewegungen auf der Grundlage variierender Zustände der Umwelt. Dabei stellt sich angesichts der gegensätzlichen Resultate der dargestellten Studien (erhöhte Reflexamplituden bei Instabilität [Krutky et al., 2010 & Perreault et al., 2008] im Gegensatz zu verringerten Amplituden bei Instabilität [Damm et al., 2008, Finley et al., 2012 & Llewellyn et al., 1990]) die Frage, in welcher Form die Antworten auf mechanische Instabilität der Umwelt organisiert werden.

3.3. Kortikospinale Regulation

Zur Überprüfung zentralgesteuerter Potentiale (Barker, 1985) Mitte der 80er Jahre als nichtinvasive Methode eingeführt, bietet die transkranielle Magnetstimulation (TMS) ein breites Spektrum an Anwendungsmöglichkeiten.

In verschiedenen Verfahren wurde diese Methode benutzt, um Prozesse der motorischen Kontrolle zu erforschen (Sarabon, 2004). Die ausgelösten motorisch evozierten Potentiale (MEPs) gelten als gute Diagnosemöglichkeit und spiegeln den Netto-Effekt der Aktivierung **etlicher kortikospinaler Leitungsbahnen wider** (Petersen, 1998; Taube, 2006), aber: „information on the modu-

lation of activity in any single pathway may not be obtained“ (Petersen, 1998). Dennoch gilt TMS als geeignete Möglichkeit, die zentrale Kontrolle der Muskeln zu untersuchen (Petersen, 2003). Die MEPs reflektieren dabei nicht nur die Intaktheit des kortikospinalen Traktes, sondern außerdem die Erregbarkeit des motorischen Kortex. Die Technik ermöglicht zudem Aufschlüsse über die peripheren motorischen Leitungswege zu den Muskeln (Kobayashi & Pascual-Leone, 2003).

Lavoie et al. (1995) benutzten die TMS zur näheren Bestimmung der kortikalen Einflussnahme bei Regulation der Aktivität des M. soleus (SOL) während primär volitionaler im Vergleich zu primär posturalen Aufgaben. Verschiedene Level der Voraktivierung des SOL dienten zur Modulation der MEPs innerhalb der Aufgaben. Für die volitionale Aufgabe saßen die Probanden auf einem Stuhl mit dem Fuß auf einem Pedal, über welches der Grad der Aktivierung des SOL willkürlich verändert werden konnte. Für die posturale Aufgabe standen die Probanden aufrecht. Die verschiedenen Aktivierungsgrade wurden über verschieden hohen Zehenstand erreicht. EMG-Analysen des SOL bestimmten jeweils das Maß der Aktivierung.

Während der volitionalen Aufgabe zeigten die Ergebnisse bei 50% der maximalen Kontraktion eine substantielle Erhöhung der Amplitude der MEPs. Die Latenzen änderten sich nicht. Weitere Erhöhung des Aktivierungsgrades hatte zusätzliche Amplitudenvergrößerungen zur Folge. Eine Erhöhung der MEP-Amplituden mit dem Hintergrund-EMG zeigte sich auch bei Betrachtung von Intensitäten mit 100 und 125% der motorischen Schwelle. Die posturale Aufgabe wies gleiche Muster der Modulation auf. Bei Stimulation mit 125% der motorischen Schwelle ließ sich eine hohe positive Korrelation ($r = 0.91$) zwischen EMG und MEP-Amplitude nachweisen. Beide Aufgaben zeigten eine Verbundenheit mit der Aktivität des Motoneuronenpools. Der Einfluss kortikaler Kontrolle, der sich während willkürlicher Aufgaben zeigt, scheint somit auch bei Anforderungen an eine erhöhte Stabilität des Bewegungsapparates zu bestehen. Die Autoren vermuteten daher gleiche zentralmotorische Anteile bei beiden Aufgaben.

„The present results suggest that the motor cortex is potentially capable of exerting rapid regulation of the soleus muscle, ..., not only when the

muscle participates in volitional tasks but also when it is engaged in postural maintenance". (ebd.)

Den Einfluss kortikospinalen Inputs bei Perturbationsreizen am M. tibialis anterior (TA) untersuchten Keck et al. (1998). Der Untersuchungsansatz dieser Gruppe umfasste einen Vergleich der durch TMS induzierten MEPs vor und nach der Perturbation im Vergleich zu einer äquivalenten willkürlichen Aufgabe. Für die Perturbationen standen die Probanden aufrecht auf einer Plattform, welche translatorische Auslenkungen mit definierten Ausmaßen erlaubte. Auf diese Weise wurde bei der Auslenkung der Plattform eine Dehnung im TA erzeugt. Im Intervall von 40 ms vor und 160 ms nach der Auslenkung wurden zu 19 Zeitpunkten in randomisierter Folge die kortikalen Schocks gegeben. Die willkürliche Aufgabe bestand aus einer isometrischen Dorsalflexion nach einem akustischen Signal, mit vergleichbaren Aktivitätsniveaus wie bei der Reaktionsaufgabe.

Die mittlere Dauer vom Beginn der Fußgelenksbewegung bis zur ersten Muskelaktivität betrug bei den Perturbationsversuchen 81 ms. Die Aktivität des TA war durch drei Aktivitätsspitzen gekennzeichnet. Im Verhältnis der Aufgaben wiesen die Autoren Änderungen in der Input-Output Relation von TMS am TA nach. Sie erkannten, dass willkürliche Kontraktionen, verglichen mit kompensatorischen Antworten nach Perturbationsreizen, ein größeres Input-Output-Verhältnis für den magnetischen Stimulus aufwiesen, und somit ein höherer kortikaler Beitrag bei Willkürkontraktionen anzunehmen ist. Sie schlussfolgerten, dass die kompensatorischen Antworten daher **vorrangig spinal organisiert** sind.

Im Gegensatz zu Lavoie et al. (1995) (s. oben), fanden Keck et al. (1998) keine vergleichbaren MEP-Relationen bei einer posturalen und einer willkürlichen Aufgabe. Taube et al. (2006) interpretieren die Ergebnisse dahingehend, dass bei Lavoie et al. (1995) die gleichen Muster der MEP-Modulation bei der volitionalen und der posturalen Aufgabe den Änderungen in der Erregbarkeit von spinalen oder kortikospinalen Neuronen und nicht ausschließlich kortikalen Veränderungen zugeschrieben werden können. Zusätzlich war die Aufstrichzeit der MEPs lang genug, um Kontaminierungen durch andere Leitungsbahnen zuzulassen (ebd.).

In einer weiteren Studie über Instabilität untersuchten Solopova et al. (2003) motorische Antworten auf transkranielle magnetische und periphere elektrische Stimulation. Über eine bewegliche Plattform, auf der die Probanden balancieren mussten, konnten translatorische und rotatorische Momente erzeugt werden, welche die Stabilisierung erforderten, und einen Vergleich zu einer Bedingung mit stabilem Untergrund ermöglichten. Die TMS induzierten MEPs wurden am M. tibialis anterior und M. soleus gemessen, der elektrisch evozierte H-Reflex nur am M. soleus. Die **MEPs des M. soleus zeigten eine deutliche Fazilitierung während der Stabilisierungsaufgabe**. Bei vergleichbaren Leveln der EMG-Aktivität auf der instabilen Plattform und dem festen Stand traten gleiche Fazilitierungsmuster auf. Das Hintergrund-EMG ließ nur geringe Korrelationswerte mit der MEP-Größe in der instabilen Situation erkennen. Gleiche Verhältnisse konnten auch am Tibialis-muskel nachgewiesen werden. Die H-Reflexuntersuchungen am Soleus-muskel belegten zudem eine Verringerung der Amplitude in der instabilen Situation. Bei Betrachtung der mittleren Level der EMG-Aktivität beider Bedingungen bestätigten sich die Ergebnisse bei signifikantem t-Test. Die Ergebnisse der Reflexuntersuchungen bekräftigen zudem die unter Punkt 3.2. aufgezeigte Kontrolle Ia afferenten Feedbacks bei Instabilität.

Die Autoren vermuten hinter den Ergebnissen einen **fazilitierenden Effekt der instabilen Bedingung auf kortikospinale Wege**. Dabei sind die erhöhten Level motoneuronaler Aktivität bei posturalen Aufgaben zu berücksichtigen. Spinale und subkortikale Einflussfaktoren wie etwa antagonistische Fazilitierung gelten als weitere mögliche Ursachen. Die Autoren schließen daraus, dass motorische Kommandos vom Motorkortex die entsprechenden Effektoren stark beeinflussen. Daher gilt eine substantielle funktionelle Reorganisation im Motorkortex unter instabilen Bedingungen als ein grundlegender Mechanismus.

Über einen verstärkt funktionellen, dynamischen Ansatz untersuchten Schubert et al. (1997) die Veränderung kortikospinalen Inputs zu definierten Phasen des Gangs. Über unerschwellige magnetische Stimulation (0.95-mal der Ruheschwelle) wurde zu 16 verschiedenen Phasen des Schrittzyklus stimuliert. Die Registrierung der elektromyographischen Antworten erfolgten am M. tibialis anterior (TA) und dem M. gastrocnemius (GM). Zusätzlich durchgeführte Refe-

renzversuche bei gleichem Hintergrundlevel wurden zu den MEPs der Gangversuche in Beziehung gesetzt. Die Relation der Gang- zu den Referenzversuchen ermöglicht die Beurteilung des **Netto-Effekts der Stimulation**, ohne den Einfluss eines variierenden Hintergrund-EMGs.

Die Modulation der MEP-Amplituden bei beiden Muskeln zeigte sich dabei nicht immer parallel zu der des Hintergrund-EMGs. Große Antworten im Netto-Effekt der Stimulation zeigten sich zusätzlich vor bzw. während phasischer Veränderungen der EMG-Aktivität. Dabei traten signifikant höhere Fazilitierungseffekte im TA im Vergleich zum GM auf, welche zusätzlich durch reziprok alternierende Muster der beiden Muskeln begleitet wurde. Drew et al. (1991) erklärten in diesem Zusammenhang, dass der pyramidale Trakt einen privilegierten Input zum Flexorsystem des spinalen Netzwerkes besitzt.

Die Fazilitierungen der funktionellen Situation im Vergleich zur willkürlichen Aktivierung der Referenzversuche bei Schubert et al. (1997) können daher Veränderungen in der kortikospinalen Exzitabilität reflektieren. Die Autoren hypothesierten angesichts dieser Ergebnisse, dass die Fazilitierung **phasenbezogen ist, um Stabilität im Bewegungsvollzug zu sichern**. Die größte Effektivität ist dabei in den Situationen vor und während rhythmischer Aktivierung der Beinmuskeln zu verzeichnen, welche in antizipatorischen Einstellungen der lokomotorischen Muster resultiert (ebd.).

Capaday et al. (1999) bestimmten ihrerseits das Ausmaß der Verbindung des kortikospinalen Traktes mit segmentalen motorischen Regelkreisen, welche die Fußgelenksextensoren (Soleus, SOL) und -flexoren (tibialis anterior, TA) während des menschlichen Gangs kontrollieren. Als Vergleich dienten auch hier willkürliche Kontraktionen mit einem vergleichbaren Aktivitätsniveau. Die Stimulationen wurden über TMS-Impulse realisiert, wobei die gesamte Input-Output-Kurve für die jeweilige Situation bestimmt wurde. Das Hauptaugenmerk in dieser Studie lag dabei auf der frühen Schwungphase und der frühen Stützphase des Gangs.

Die Ergebnisse zeigten keine signifikanten Unterschiede beim TA im Vergleich der Willkürkontraktion und der frühen Schwungphase. Im Vergleich dazu zeigte sich eine 26%-ige Reduktion der SOL MEPs im Vergleich der Stützphase des Gangs mit den willkürlichen Kontraktionen. In der gleichen Phase traten deutlich

erhöhte TA-MEPs auf, obwohl der Muskel inaktiv war. Zusätzlich zeigten sich die Amplituden des TA deutlich größer, als die des SOL.

„We suggest that during walking the corticospinal tract is more closely linked with the segmental motor circuits controlling the flexor, TA, than it is with those controlling the extensor, soleus.” (ebd.)

Die Ergebnisse belegen, dass Modulationen kortikospinaler Exzitabilität an funktionelle Kontexte der jeweiligen Bewegungsaufgabe gebunden sind. Der Beitrag dieser zentralmotorischen Leitungsbahnen zur Aktivitätsregulation der involvierten Muskeln variiert dabei stark und stellt einen integrierten Teil des motorischen Programms zur Kontrolle der Bewegung dar.

Im Hinblick auf die Kontrolle variierender Umweltbedingungen untersuchten Shemmell et al. (2009) die Änderungen der kortikospinalen Einflussnahme auf die Modulation des Stretch-Reflexes bei der Kontrolle der Stabilität. Hintergrund der Untersuchung sind Annahmen, dass transkortikale Reflexschleifen an der Regulation der Stiffness, der in eine Bewegung involvierten Gliedmaßen einen entscheidenden Anteil besitzen (s. auch Perreault et al., 2008). Shemmell et al. (2009) bemerken dazu:

„Such loops appear to add flexibility to the human stretch reflex, once considered to be immutable, allowing it to adapt across a range of functional tasks.”

Die Gruppe ließ die Probanden wechselweise mit rigiden oder nachgiebigen Oberflächen interagieren und variierte die Instruktion der Aufgabe so, dass entweder einer induzierten Perturbation entgegengewirkt werden sollte oder nicht. Die Messung der Reflexsensitivität wurde zeitlich so festgelegt, dass sie mit der, durch einen TMS-Impuls erzeugten, silent period (SP) zusammenfiel. Die elektromyographischen Antworten des durch eine kurze Perturbation evozierten Stretch-Reflexes waren erhöht bei Interaktion mit nachgiebigen im Vergleich zu rigiden Oberflächen. Auch bei der Instruktion der Perturbation entgegenzuwirken im Vergleich zur passiven Aufgabe war der Stretch-Reflex deutlich fazi- liert. Fiel die Perturbation in den Zeitraum der TMS-induzierten SP, waren deutliche Reduktionen der Muskelantwort auf die Perturbation in beiden Versuchs-

bedingungen (rigid und nachgiebig) im Vergleich zur Situation ohne evozierte kortikale SP nachweisbar. Ferner erwies sich die Aufgabe der Perturbation zu widerstehen als unbeeinflusst durch die SP, wenn mit rigiden Umweltbedingungen interagiert wurde. Basierend auf der Annahme, dass die SP durch kortikale Inhibition ausgelöst wird, sind die Ergebnisse ein Beleg dafür, dass die Interaktion mit instabilen Oberflächen zur nötigen Reflexmodulation Zellen im motorischen Kortex involviert, wohingegen die **rigide Umweltbedingung diese inhibierten kortikalen Zellen nicht beansprucht**. Erfährt das motorische System Änderungen in der mechanischen Stabilität der Umwelt, mit der es interagiert, wird über die beschriebenen Regelungsmechanismen auf eventuelle Bewegungsperturbationen reagiert. Die Beteiligung motorkortikaler Strukturen gilt dabei als essentiell und manifestiert sich in den beschriebenen Studien in Abhängigkeit der jeweiligen Aufgabe oder Phase der Bewegung.

3.4. Reflexkonditionierung

In den bisherigen Ausführungen wurde gezeigt, dass der kortikospinale Trakt als Zielstruktur der magnetischen Stimulation deutliche Modifikationen in Abhängigkeit von der motorischen Aufgabe bzw. Situation erfährt. In der Literatur wird jedoch oftmals darauf hingewiesen, dass die Reizung mittels TMS den **gesamten kortikospinalen Trakt** erfasst (u.a. Capaday et al., 1999; Taube et al., 2006). Darin beinhaltet sind kortikale Kreisläufe, segmentale Interneurone sowie die α -Motoneurone (Capaday et al., 1999). Für eine genauere Auflösung der potentiellen Beteiligung verschiedener Strukturen bietet die Kombination verschiedener Techniken (H-Reflex und TMS) eine geeignete Möglichkeit, die Stätte möglicher inhibierender oder fasilitierender Mechanismen auszumachen (Petersen, Pyndt, & Nielsen, 2003).

Taube et al. (2006) untersuchten den Beitrag direkter kortikospinaler Wege an der neuromuskulären Kontrolle bei perturbiertem Stand. Ausgehend von der Frage nach dem Level dieser Kontrolle und kontroversen Ergebnissen anderer Studien (Keck et al., 1998, Lavoie et al., 1995) wurden der Soleus-H-Reflex mittels unterschwelliger TMS konditioniert, der H-Reflex selbst gemessen und un-

terschwellige TMS zur MEP Auslösung verwandt. Dazu wurden die sukzessiven Reflexanteile der kompensatorischen Soleus-Antwort nach einer Perturbation analysiert. Über eine translatorische Auslenkung des Sprunggelenks im Stand durch einen Falltürmechanismus wurde die Perturbation umgesetzt. Die Antworten des M. soleus zeigten drei Aktivitätspeaks die als ‚short-latency‘ (SLR), ‚medium latency‘ (MLR) und ‚long-latency‘ (LLR) Antwort benannt wurden und Reflexfolgen darstellen. Der H-Reflex, MEPs durch TMS und der durch TMS konditionierte H-Reflex wurden so getriggert, dass sie mit SLR, MLR und LLR koinzidierten.

Die Ergebnisse zeigten, dass die MEPs und der konditionierte H-Reflex deutlich größer waren bei LLR als bei SLR und MLR. Auch das Verhältnis der maximalen H-Antwort (Hmax) zur maximalen M-Antwort (Mmax) der H-Reflexrekrutierungskurven überstieg bei LLR das bei SLR deutlich. Bei vergleichbaren Hintergrund-EMGs erwies sich Hmax bei LLR als signifikant größer als bei SLR. Der konditionierte H-Reflex zeigte eine frühe Fazilitierung bei einem Intervall von -5 bis -2 ms bei LLR, jedoch nicht bei SLR und MLR. Dieser Aspekt weist auf die schnellste, wahrscheinlich monosynaptische Komponente eines kortikospinalen Volleys, welcher fazilitiert ist, hin. Bei positiven Interstimulusintervallen, bei denen TMS dem H-Reflex voranging, konnten keine Fazilitierungen festgestellt werden.

Die klaren Fazilitierungen der H-Reflexrekrutierungskurven, der MEPs und des konditionierten H-Reflexes bei LLR zeigen, dass spinale, kortikospinale und transkortikale Wege an der Entstehung der LLR beteiligt sind. Die Kompensation der Perturbation erscheint somit abhängig vom Beitrag direkter kortikospinaler Wege. Die Ergebnisse unterstreichen damit die zuvor bei Shemmell et al. (2009) beschriebenen Beiträge kortikaler Strukturen bei der Regulation von Reflexantworten auf eine Perturbation. Da die Größe der LLR und der SLR im Hinblick auf die EMG-Aktivitäten vergleichbar waren, werden die spinalen Änderungen nicht als postsynaptisch vermutet, sondern eine verringerte präsynaptische Hemmung angenommen. Da während der Versuche mit bei SLR unterschwelliger TMS gearbeitet wurde, konnten die Änderungen der MEPs bei LLR zusätzlicher kortikospinaler Aktivierung zugeschrieben werden. Da bei den Versuchen mit konditioniertem H-Reflex die Stimulationsintensität anhand 20% der Mmax ausgerichtet war und nicht verändert wurde, schließen die Autoren Ände-

rungen der motoneuronalen Erregbarkeit während der Perturbation als Ursache der Fazilitierung bei LLR aus.

Vielmehr sind die Gründe in einem vermehrten Beitrag direkter kortikospinaler Projektionen zu sehen. Taube et al. (2006) konnten so zeigen, dass ein ‚transcortical loop‘ einen entscheidenden Einfluss an der Kompensation auf Perturbationen des M. Soleus zur Aufrechterhaltung von Stabilität besitzt. Die Abbildung 18 verdeutlicht mögliche Verschaltungsmuster, welche zur Regulation der Soleus-Aktivität bei LLR beigetragen haben könnten.

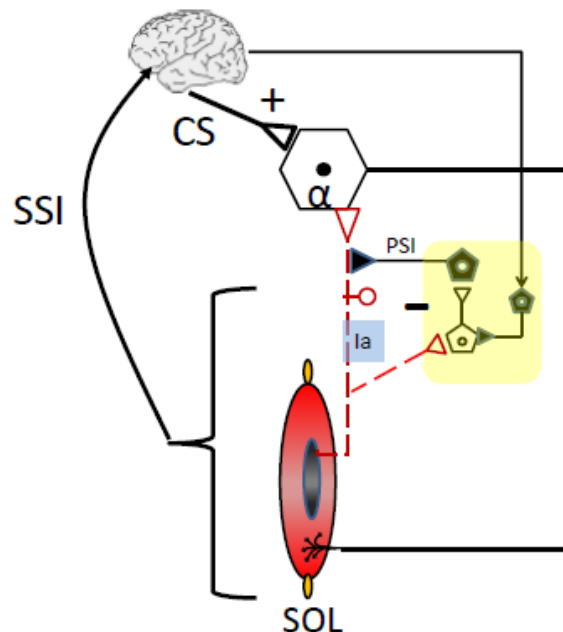


Abb. 18: Mögliches Verschaltungsmuster bei ‚LLR‘ nach Taube et al. 2006. Die Autoren vermuten eine reduzierte PSI (gekennzeichnet durch '—') als Ursache für die erhöhten H-Reflexe sowie eine zusätzliche kortikospinale Aktivierung (CS; gekennzeichnet durch '+'). Zusätzlich gilt die LLR als maßgeblich durch transkortikale Verschaltungen, getriggert durch somatosensorischen Input (SSI), beeinflusst. Studien mittels kortikaler elektroencephalographischer Methoden zeigten Potentiale kurz vor LLR und stützen die Annahme transkortikaler Verschaltung (MacKinnon et al. 2000). Beim M. tibialis anterior zeigten u.a. Aß-Hautafferenzen transkortikale Einflussnahme bei LLR nach Stimulation des N. suralis (Pierrot-Deseilligny & Burke [2005b], S. 422). Im Bild sind hemmende synaptische Verbindungen durch gefüllte, erregende durch nicht gefüllte Dreiecke dargestellt. Ia= Ia-Afferenzen. α = Alpha Motoneuron, SOL = M. soleus. Das Bild umfasst nur die durch Taube et al. (2006) diskutierten möglichen Mechanismen. Andere Verschaltungen wurden aus Übersichtsgründen nicht dargestellt.

In einer vorangegangenen Studie von Petersen et al. (1998) wurde bereits der Effekt transkranieller Magnetstimulation auf den Soleus-H-Reflex während des menschlichen Gangs untersucht. Auch hier wurde die Methode der Reflexkonditionierung angewandt. Die Standphase des Laufens wurde so mit ruhigem Stehen bei vergleichbarer muskulärer Aktivität und mit tonischer und dynamischer Plantarflexion in Relation gesetzt. Elektromyographische Aufnahmen des M.

soleus und des M. tibialis anterior dienten als Grundlage der Bewertung. Bei den Gangversuchen wurde über einen drucksensitiven Trigger der Fersenaufsatz bestimmt und durch eine variable Verzögerungszeit die verschiedenen Phasen des Gangs betrachtet.

Während des Gangs als auch bei dynamischer Plantarflexion zeigte sich bei kurzen Interstimulusintervallen (ISI) (-5 bis -1 ms) eine Fazilitierung des durch TMS-konditionierten H-Reflexes, welche von einer lang anhaltenden Inhibition bei längeren ISIs (3-16 ms) gefolgt wurde. Im Gegensatz dazu zeigten sich im Stand und der tonischen Plantarflexion keine kurzzeitigen Fazilitierungserscheinungen und die späte Inhibition wurde durch eine Fazilitierung ersetzt. Als Ursache für die Fazilitierung wurde die Aktivierung kortikomotoneuronaler Projektionen zu den Soleus-Motoneuronen ausgemacht, die Inhibition gilt als durch disynaptische Verschaltung über Ia-Interneurone beeinflusst. Die Variation der TMS-Intensität offenbarte, dass die Kurzzeitfazilitierung eine geringere Schwelle während des Gangs im Vergleich zum Stand und der tonischen Plantarflexion besaß. Ähnliche Schwellenunterschiede waren nicht präsent, sobald die TMS-Konditionierung ersetzt wurde durch transkranielle elektrische Stimulation. Auch in dieser Untersuchung zeigt sich in Analogie zu Taube et al. (2006) ein starkes Modulationsmuster in Abhängigkeit von der Natur der Aufgabe. Der Anstieg der Fazilitierungen mit kurzer Latenz während des Gangs bei Petersen et al. (1998) gilt dabei als suffizienter Beweis für eine erhöhte Erregbarkeit kortikomotoneuronaler Zellen in Relation zu der Standphase des Gangs. Bestätigt wird dies durch die geringere Schwelle und größere Fazilitierung bei magnetischer nicht jedoch bei elektrischer transkranieller Stimulation (ebd.). Eine Fazilitierung unkoordinierter MEPs in dieser Phase schrieben zuvor bereits Schubert et al. (1997) einer phasenbezogenen Regulation des Beitrags des kortikospinalen Traktes bei der Sicherung von Bewegungsstabilität zu. Petersen et al. (1998) schließen die Möglichkeit ein, dass die **erhöhte Erregbarkeit der kortikomotoneuronalen Zellen Änderungen im Input von sensorischen Afferenzen**, die während des Gangs aktiviert sind, zu diesen neuronalen Zellen reflektiert. Eine Funktion der erhöhten Zellaktivität könnte demnach sein, mögliche transkortikale Reflexe für Korrekturen bei Perturbationen offen zu halten. Die späte Fazilitierung bei der tonischen Plantarflexion kann mit polysynaptischen kortikospinalen Verschaltungen erklärt werden (Petersen et al., 1998). Die Inhibition

bei gleichen Latenzen beim Gang und dynamischer Plantarflexion kann gleiche Ursprünge haben. Die Aktivierung von Ia-Interneuronen, die **eine reziproke Hemmung zwischen Dorsi- und Plantarflexion** bedingen, gilt als eine Möglichkeit der polysynaptischen Einflussnahme. Andere Möglichkeiten sind Renshaw-Interneurone und Interneurone, die präsynaptische Hemmung unterstützen.

Mit den Änderungen der Effekte magnetischer Hirnstimulation, die willkürliche dynamische Kontraktionen begleiten, beschäftigten sich Nielsen und Petersen (1995). Die willkürlichen Kontraktionen wurden über ein Fußpedal realisiert, welches bis zu einem Drehmoment von 10 Nm betätigt werden musste. Die Aufgaben der Probanden waren es, bei ‚ramp-and-hold‘-Tests entsprechend einem zeitlich vorgegebenen Kraftaufbau und bei ‚step-contractions‘ so schnell wie möglich diese Kraft auf das Pedal aufzubringen. Über EMG-Aufnahmen des M. soleus und M. tibialis anterior wurden die muskulären Aktivitäten gemessen, die MEPs durch Magnetstimulation und der Soleus-H-Reflex durch periphere Elektrostimulation bestimmt sowie der durch TMS und TES konditionierte Soleus-H-Reflex ausgewertet.

Bei allen Probanden konnte dokumentiert werden, dass bei gleichem ISI und gleichen Intensitäten der durch TMS beeinflusste H-Reflex deutlich größer bei der willkürlichen Kontraktion im Vergleich zur Bedingung in Ruhe ausfiel. Die Unterschiede zeigen sich bei 135% der Amplitude des unkonditionierten H-Reflexes bei der Willkürkontraktion zu 105% bei der Ruhesituation. Bei einer 300 ms dauernden ‚ramp‘-Phase⁴ zeigte sich der konditionierte H-Reflex mit einer deutlichen Fazilitierung bei tonischer Plantarflexion (122% im Mittel, gemessen am unkonditionierten H-Reflex), **mit den deutlichsten Effekten zu Beginn der Kontraktion** (165% im Mittel). Im Vergleich verschiedener ‚ramp‘-Geschwindigkeiten (150 ms, 300 ms und 600 ms) zeigte sich die langsamste Kontraktion mit den geringsten Fazilitierungen im Vergleich zu den schnelleren Kontraktionen. Der Abfall der Fazilitierung zeigte sich bei den 150 ms-Kontraktionen jedoch am schnellsten und mit signifikant längerem Abfall bei den 600 ms-Kontraktionen. Bei weiteren Untersuchungen des Ansatzes der EMG-Aktivität bei verschiedenen Geschwindigkeiten („so schnell wie möglich“,

⁴ Phase in der die Kraft bis 10 Nm aufgebaut wird

200 ms ‚ramp‘-Phase und 600 ms ‚ramp-Phase‘) zeigte sich die schnellste Bewegungsumsetzung mit 158% Fazilitierungsausmaß als am größten. Im Gegensatz zur TMS wurde deutlich, dass die transkranielle elektrische Stimulation keine Fazilitierung des H-Reflexes bei den Probanden zu Beginn einer ‚ramp-and-hold‘-Kontraktion bewirkte.

Der letzte Fakt lässt vermuten, dass die Fazilitierung der Reflexantworten mit TMS durch **erhöhte Erregbarkeit kortikaler Zellen bei einer willkürlichen Kontraktion** zustande kommen. Elektrische Stimulation des Kortex erregt die Neurone an ihren Axonen unterhalb des Kortex (Nielsen et al., 1995). Wären die Fazilitierungen durch die Magnetstimulation auf Änderungen der motoneuronalen Erregbarkeit zurückzuführen gewesen, wären die gleichen Ergebnisse auch mit der elektrischen Stimulation zu beobachten.

Der Abfall der Fazilitierung nach dem Ansatz der Kontraktion kann zudem durch Kontaminierungen durch indirekte Leitungswege bedingt sein. Die Änderungen wären dann durch interneuronale Einflussnahme zu erklären. Da der Abfall der Fazilitierung mit peripherem Feedback durch die Kontraktion auf spinalem Level koinzidierte, sind diese Überlegungen begründet. Eine erhöhte Erregbarkeit von Ia-Interneuronen, die auch durch von TMS-Impulsen aktivierte descendierende Fasern innerviert werden können, gilt als wahrscheinliche Mitursache des Fazilitierungsabfalls.

Die Ergebnisse bestätigen die Annahme, dass die kortikomotoneuronalen Zellen daran beteiligt sind, die **Schwelle der Motoneurone zu senken und folglich die Bewegung zu initiieren**. Auch die Modulation der Kraft durch erhöhte Entladungsfrequenzen, gefunden in anderen Studien, geht mit den Erkenntnissen konform. Der Fakt, dass die ‚short-latency‘-Fazilitierung größer in phasischen als in tonischen Kontraktionen war und mit schnelleren Kontraktionen ebenfalls stieg, bestätigt dies.

Zusammenfassend lässt sich konstatieren, dass neuronale Steuerungs- und Regelungsprozesse auf verschiedenen Ebenen des motorischen Systems koordiniert werden, um willkürliche Bewegungen situationsadäquat ausführen zu können. Die Integration multisensorischen Feedbacks in descendierende Signale supraspinaler Zentren stellt besondere Anforderungen an die Kontrollsysteme des motorischen Systems. Der Einfluss individueller Zentren gestaltet sich dabei unterschiedlich und erfährt je nach Kontext und Phase eine Gewichtung.

Kapitel 4

4. Vorversuche

Bisherige Methoden erlaubten nicht, den Einfluss unterschiedlicher interaktiver Stabilisierungsbedingungen bei gleicher dynamischer Bewegungsrealisation an den unteren Extremitäten zu untersuchen. Bis dato veröffentlichte neurophysiologische Untersuchungen in diesem Bereich umfassten Vergleiche von verschiedenen Kombinationen an Situationen, welche die Stabilisierung unterschiedlich stark „herausforderten“. Solopova et al. (2003) und Sefton et al. (2007) verglichen den Stand auf festem und instabilem Untergrund. Zuvor gingen Ackermann et al. (1991) bereits auf einen Vergleich zwischen dem Stand auf festem Untergrund, dem Sitzen und dem Liegen auf dem Rücken ein. Auch Barbeau et al. (2000) unterschieden zwischen dem Sitzen und dem Stehen als zwei Situationen mit unterschiedliche Herausforderungen an die Stabilitätskontrolle. Finley et al. (2012) unterschieden zwischen unterschiedlich stabilen Interaktionsbedingungen im Sitzen, untersuchten jedoch keine wirkliche Bewegungsaufgabe. Schubert et al. (1997) nahmen in ihre Betrachtungen dynamische Aspekte auf, indem sie Lokomotionsbewegungen auf einem Laufband untersuchten und diese mit Willkürkontraktionen bei gleicher Aktivität während des Sitzens in Bezug setzten. Ähnliche Ansätze finden sich u.a. auch bei Capaday et al. (1999) und Capaday & Stein (1986). Bei Untersuchungen der oberen Extremitäten finden sich zahlreiche Ansätze, welche die Interaktion mit verschiedenen mechanischen Umweltbedingungen betrachten (z.B. Krutky et al., 2010; Damm et al., 2008).

Grundlegende dynamische Aspekte, die mit der Schlittenbewegung annähernd zu vergleichen sind, können bei Goulart & Valls-Solé (2001) gefunden werden. Sie verglichen H-Reflexe und MEPs bei einer ‚sit-to-stand‘ Bewegung. Dazu mussten die Probanden auf ein akustisches ‚Go‘-Signal hin vom Sitzen auf einem Stuhl in den Stand überwechseln. Die dazu erforderliche Extensionsbewegung der unteren Extremitäten schafft enge Parallelen mit der Bewegung dieser Untersuchung. Vergleiche wurden dabei zu der Situation im Sitzen und im Stand gezogen. Ein limitierender Faktor der sit-to-stand- Untersuchungen sind die fehlende Standardisierung der Messungen zwischen den Probanden (z.B.

Bewegungsgeschwindigkeit, Parametrisierung der Bewegung). Damit sind nicht definierte Zustände der wirkenden initialen Bedingungen bei Beginn der Krafterzeugung verbunden, welche durchaus Einfluss auf die gemessenen neuronalen Kontrollmechanismen Einfluss haben können (z.B. erhöhte Inhibition des H-Reflexes durch schnellere Bewegungsausführung; McIlroy et al., 1992). Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass alle Ansätze die Schaffung unterschiedlich stark ausgeprägter Stabilisationssituationen als Vergleichsgrundlage gemein haben. Dieses Kriterium wurde daher auch in dieser Untersuchung umgesetzt. Um Bewegungen mit annähernd gleicher Ausführungsgüte jedoch verschiedenen Stabilisierungsbedingungen betrachten zu können, war es ein Bestandteil dieser Arbeit, die zu Grunde liegenden Bewegungen durch spezielle Parameter vergleichbar zu machen. Goulart et al. (2000) bemerkten, dass der Vergleich unterschiedlicher Stabilisierungssituationen wie z.B. Stehen und Sitzen sich schwierig gestaltet, wenn z.B. H-Reflexe evoziert werden. Mit den veränderten Körperhaltungen gehen auch Änderungen in den physischen Bedingungen („physical conditions“) bei der Stimulation und der Datenaufnahme (z.B. Verschiebung der Muskulatur in Relation zu den EMG-Elektroden bei oberflächlicher Ableitung während der Bewegung) einher (ebd.). Der Ansatz dieser Arbeit umfasst die Schaffung vergleichbarer kinematischer Voraussetzungen der untersuchten Bedingungen.

4.1. grundlegende Aspekte der Bewegung

Die Kraft in Bewegungsrichtung (in dieser Untersuchung: F_z ; = direktionale Kraftkomponente) kann als unmittelbarer Gradmesser der Qualität der Bewegungsumsetzung herangezogen werden. Der Verlauf der Kraft-Zeit-Kurve gibt Aufschluss über das Vermögen der Probanden, gezielt Kraft aufzubauen. Perturbationen während der aktiven Kraftproduktion manifestieren sich in sichtbaren Unregelmäßigkeiten des Kraftaufbaus. Als Ursache dafür gilt eine ungenügende Stabilisierung der jeweils anliegenden Freiheitsgradbedingung bestimmt durch den Grad der Instabilität des externen Systems. Die interindividuelle Variabilität zwischen den Probanden muss jedoch berücksichtigt werden. Die Abbildung 19 zeigt zunächst individuelle Muster eines Probanden, in Abbildung 20 sind unterschiedliche Muster zwischen den Probanden aufgezeigt.

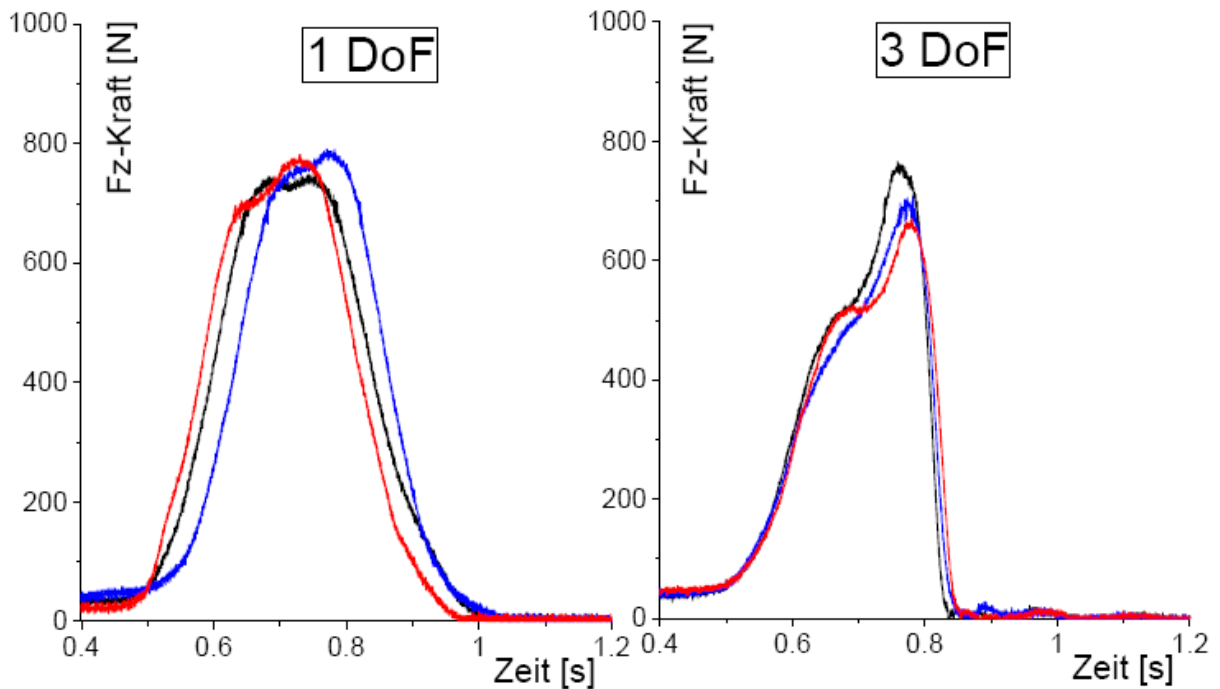


Abb. 19: Beispiele individueller Koordinationsstrategien eines Probanden (NHO) bei Umsetzung der Schlittenbewegung bei 1 & 3 DoF, gemessen an der Fz-Kraft.

Auffällig im Vergleich der output-Variable Fz sind die deutlichen Unterschiede im Verlauf der Kurven im Vergleich der Freiheitsgrade. Neben Unterschieden im Anstieg der Kraft, ist bei 3 DoF zusätzlich deutlich ein Abfall im Kraftaufbau auszumachen. Im Vergleich dazu zeigt die Abbildung 20 die Unterschiede zwischen mehreren Probanden.

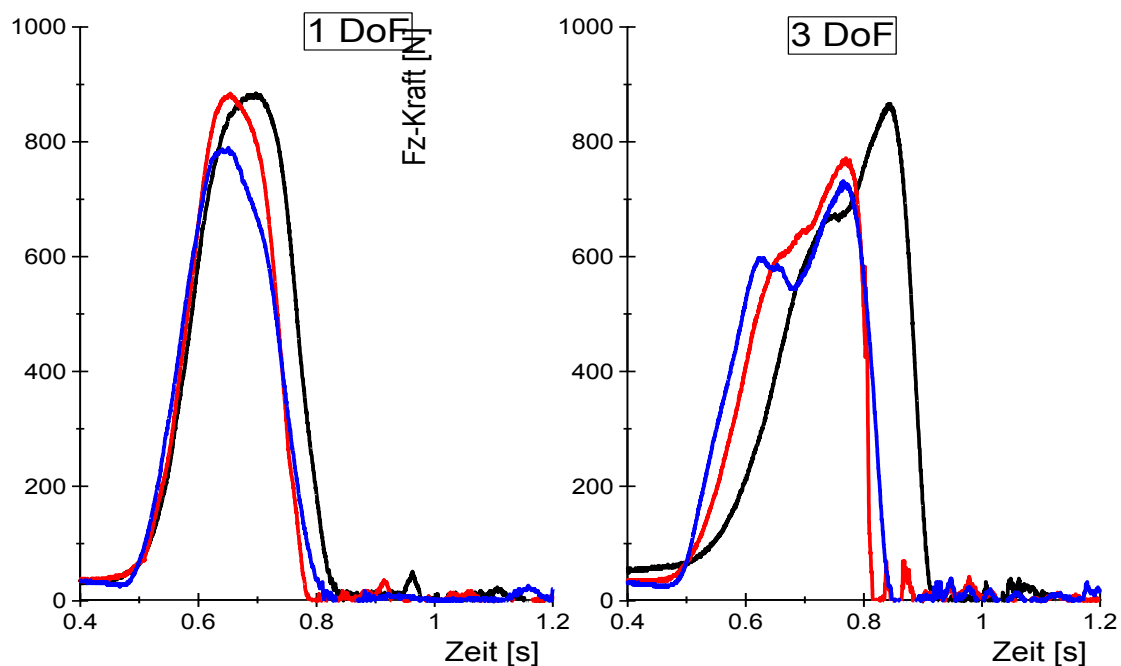


Abb. 20: Beispiele interindividueller Koordinationsstrategien von drei Probanden bei Umsetzung der Schlittenbewegung bei 1 & 3 DoF gemessen an der Fz-Kraft (schwarz: TAT; rot: MAS; blau: EKO)

Die Kurven in Abb. 20 unterscheiden sich deutlich hinsichtlich der Bewegungsausführung. Neben dem deutlich erkennbaren Abfall der Kraft im Verlauf der Bewegung bei 3 DoF, zeigen sich auch Unterschiede in der Kraftanstiegssteilheit. Die Veränderungen der Kraftkurven im Vergleich von 1 & 3 DoF resultieren aus veränderten Koordinationsmustern der Muskelaktivitäten (Wuebbenhorst & Zschorlich, 2011).

Auf der Basis dieser Verhältnisse musste davon abgesehen werden, die Bewegung für alle Probanden gleichartig zu standardisieren. Wie im Methodenteil aufgezeigt wird, wurde stattdessen versucht, die Ausführungsleistung der Bewegung für jeden Probanden individuell zu vereinheitlichen. Dies geschah auf der Basis des Vergleichs der Kraftverlaufskurven von 1 und 3 DoF. Diese Strategie zielte auf eine Standardisierung der Bewegung mit 1 und 3 DoF ab, um mögliche Unterschiede in den physiologischen Parametern nicht zu stark auf die Bewegungsausführung selbst zurückfallen zu lassen.

Kapitel 5

5. Hypothesen

Hypothesen:

H1: Der H-Reflex zeigt an die wirkende Bedingung adaptierte Modulationen.

Wie im Forschungsstand beschrieben zeigen H-Reflex-Messungen ein adaptives Verhalten entsprechend des Bewegungskontextes. Die Hypothese spielt auf den Effekt der peripheren elektrischen Stimulation bei der Umsetzung der Schlittenbewegung an. Dabei sind in Abhängigkeit von der Phase sowie der Bedingung Veränderungen des Ia afferenten Feedbacks zu erwarten.

H1a: Wenn die Bewegung unter erhöhten Graden der Instabilität ausgeführt wird, dann verringert sich die Amplitude des H-Reflexes.

Die Unterhypothese H1a bezieht sich auf die Veränderungen des Ia afferenten Feedbacks während der Stabilisierung. In der Betrachtung von Situationen mit einem unterschiedlichen Grad der Stabilisierung zeigten sich Verringerungen des H-Reflexes, wenn mehr Stabilisierungsarbeit geleistet werden musste (s. Forschungsstand; s. auch Goulart et al., 2000).

H1b: Die präsynaptische Inhibition trägt entscheidend zu der Entwicklung der H-Reflex-Amplituden bei.

Die präsynaptische Inhibition (PSI) wird in der Literatur als wichtigster Mechanismus für die Regulation des Nutzens der H-Reflex-Wege bezeichnet (z.B. Hultborn et al., 1987; Lavoie et al., 1997). Durch die Beteiligung dieses Mechanismus kann eine Gewichtung der Ia-afferenten Beiträge an der aktuellen Muskelaktivität erfolgen.

H2: Wenn mehr Freiheitsgrade während der Bewegung wirken, dann ändert sich die Übertragung in den kortikospinalen Leitungsbahnen bei der Kontrolle des M. soleus.

In einigen Studien konnte bereits gezeigt werden, dass der M. soleus als Anti-Schwerkraftmuskel eine Fazilitierung durch verstärkte Aktivierung kortikospinaler Bahnen aufweist wenn erhöhte Grade der Instabilität die Aufgabe beeinflussen (u.a. Solopova et al., 2003). Es wird daher vermutet, dass auch in dieser Untersuchung solche Effekte auszumachen sind.

H2a: Bei erhöhten Graden der Instabilität nimmt der Beitrag kortikospinaler Leitungsbahnen an der Kontrolle der Muskelaktivität des SOL zu.

Die Unterhypothese 2a zielt auf den genauen Mechanismus der Erhöhung kortikospinaler Beiträge zur Kontrolle der Stabilität ab. Diese Effekte wurden in der Literatur dokumentiert (u.a. Solopova et al. 2003, Shemmell et al. 2009) und stellen eine Möglichkeit zur situationsadäquaten regulatorischen Kontrolle des motorischen Outputs dar.

H3: Der M. soleus und der M. tibialis anterior zeigen unterschiedliche Charakteristika der motorisch evozierten Potentiale.

In der Literatur lassen sich Aussagen finden, die einen privilegierten Input des pyramidalen Traktes zum Flexorsystem des spinalen Netzwerkes beschreiben (Drew et al., 1991; Petersen et al., 2003). Bei Studien funktioneller Bewegungsabläufe (dem Gang) wird zudem erklärt, dass die MEPs von Flexoren und Extensoren des Fußgelenks reziprok alternieren (Schubert et al., 1997). Bawa et al. (2002) zeigten darüber hinaus, dass die kortikospinalen Verbindungen zum TA stärker ausfallen, als die zum M. soleus. Aus diesen Überlegungen heraus, müssten sich auch in dieser Untersuchung deutliche Unterschiede im Vergleich der beiden Muskeln offenbaren.

Kapitel 6

6. Methodik

6.1. Probandenkollektiv

Die Gruppe der Probanden umfasste 21 männliche Teilnehmer im Alter von 21 bis 33 Jahren mit einem Durchschnittsalter von 26,9 Jahren. Die Probanden hatten durchschnittliche Größe 182 cm und ein Durchschnittsgewicht von 80,7 kg. Keine der Versuchspersonen wies anamnetisch neurophysiologische Schäden, orthopädische Beeinträchtigungen oder sonstige Erkrankungen des zentralen Nervensystems auf. Zum Zeitpunkt der Untersuchung waren alle Probanden gesund und frei von Beschwerden jeglicher Art. In Übereinstimmung mit der ‚Declaration of Helsinki‘ mussten die Probanden eine schriftliche Einwilligung unterzeichnen und wurden keinen unzumutbaren Belastungen ausgesetzt. Es wurden alle Maßnahmen getroffen, um die Unversehrtheit der Teilnehmer zu gewährleisten.

6.2. Muskeln der Untersuchung

Um die aktive Stabilisierung des Sprunggelenks zu erfassen wurden zwei Muskeln der sprunggelenksumgebenden Muskulatur mit Fixatorfunktion gewählt. Die Muskeln sind der M. soleus (SOL) und der M. tibialis anterior (TA). Beide Muskeln besitzen ein antagonistisches Verhältnis zueinander und lassen daher durch ihre funktionelle Verknüpfung Aufschlüsse über die neuromuskuläre Organisation bei der Stabilisierungsbewegung zu. Als Vertreter der Quadrizepsgruppe wurde der M. vastus medialis gewählt, welcher einen Hauptkinetor in dieser Versuchsanordnung darstellt.

M. soleus (SOL)

Der M. soleus gilt als Plantarflexor des Sprunggelenks und wird daher oft als „Antischwerkraftmuskel“ betitelt (Bawa et al., 2002). Sein Ursprung ist posterior

an Tibia und Fibula und sein Ansatz befindet sich an der posterioren Fläche des Calcaneus über der Achillessehne.

Da sowohl der H-Reflex durch periphere elektrische Stimulation des Nervus tibialis, als auch die MEPs der magnetischen Stimulation an M1 gut auslösbar sind, wurden beide Stimulationen am SOL durchgeführt. Die Wahl des Muskels bietet gute Vergleichsmöglichkeiten zu anderen Studien.

M. tibialis anterior (TA)

Der M. tibialis anterior ist ein Dorsalflexor des Sprunggelenks. Er steht mit dieser Funktion in einem antagonistischen Verhältnis zum M. soleus, was sich u.a. in reziproken Effekten auf die neuromuskuläre Steuerung des agonistisch-antagonistischen Systems ausdrückt (z.B. Nielsen und Kagamihara, 1993). Von diesem funktionellen Standpunkt aus, bietet die Wahl des Muskels in diesen Versuchen eine Möglichkeit der genaueren Aufschlüsselung möglicher neuraler Mechanismen. Der TA wurde häufig für Untersuchungen der posturalen Kontrolle genutzt und schafft daher gute Vergleichsmöglichkeiten zu anderen Studien.

Der M. tibialis anterior besitzt seinen Ursprung am Condylus lateralis der Tibia an der Membrana interossea. Seinen Ansatz bildet er mit der plantaren Fläche des Os cuneiforme mediale.

M. vastus medialis (VM)

Die Zielbewegung auf dem Schlitten umfasst eine Knieextension aus einem Kniewinkel von 90° heraus. Daher ist der M. quadriceps femoris als einziger Strecker des Kniegelenks für die Bewegung ausschlaggebend. Zur Erfassung der Verhältnisse der Extensoren des Kniegelenks wurde der M. vastus medialis ausgewählt. Dieser Muskel besitzt seinen Ursprung an der Innenfläche des Femur und seinen Ansatz an der Außenfläche der Patella. Zusätzlich zur Funktion als Kniestrecker trägt er durch seinen Ansatz an der Patella zu einer Kompensation gegen medial gerichtete Perturbationen gegen das Kniegelenk bei.

Er besitzt heteronyme Verbindungen mit den Muskeln, die das Sprunggelenk umspannen (Soleus und Tibialis; Mao et al., 1984), was die Bedeutung des Muskels im funktionellen Bewegungsablauf unterstreicht.

6.3. Software

Zur Erfassung, Speicherung, Verarbeitung und Visualisierung der Daten wurde das Programm DIAdem Version 8.1.1292 der Firma National Instruments (Austin, Texas, USA) verwendet, über welches auch die softwaregesteuerte Triggerung der Datenaufnahme erfolgte. Es wurden insgesamt für jeden Parameter 7500 Werte bei einer Abtastrate von 5000 Samples pro Sekunde aufgezeichnet. Um nur die Daten zum relevanten Zeitpunkt der Schlittenbewegung zu erfassen, kam ein Software-gesteuerter Pre-Trigger von 2500 Werten, der beim Erreichen einer Schwelle von 70 N (steigende Flanke) der Kraft in Bewegungsrichtung (Fz) ausgelöst wurde, zur Anwendung. Nach diesem Prinzip wurden die Daten für die Elektromyographie und der Dynamometrie ermittelt. Entsprechend dieses Schemas ist der Zeitpunkt der ersten Krafterzeugung bei 0,5 Sekunden in den Aufzeichnungen determiniert (s. Abb. 20).

Die statistische Auswertung und die Darstellung der Datendiagramme wurde über die Programme DIAdem (National Instruments), Microsoft Excel 2003 und SPSS Version 19.0 realisiert.

Die beschriebene Messdatenerfassung war bei allen Versuchen gleich und stellte sich folgendermaßen in der Datenverwaltung in DIAdem dar:

Tabelle 1: Kanalverteilung in der Datenverwaltung

Kanalnummer	Kanalname	Einheit
1	Zeit	S
2	Fz	N
3	Fy	N
4	Fx	N
5	EMG M. soleus	mV
6	EMG M. vastus medialis	mV
7	EMG M. tibialis anterior	mV
8	Triggersignal	V

6.4. Parameter der Untersuchung

Für die Untersuchung wurden acht verschiedene Parameter messtechnisch erfasst. Die Abbildung 21 zeigt alle acht Parameter und ihre Ausprägungen eines Beispieldatensatzes bei 1 DoF. Die obersten drei Diagramme in Abbildung 21 zeigen die drei Kraftkomponenten (Fx, Fy, Fz). Hervorgehoben ist die Triggerschwelle für die Datenaufnahme. Der Trigger wurde bei 70 N der Fz-Kraft mit positiver Flanke ausgelöst. Mit einem pre-Trigger von 2500 Werten bei 5000 Hz ist somit der Beginn der aktiven Kraftproduktion bei 0.5 Sekunden festgelegt (hervorgehoben in Abb. 21).

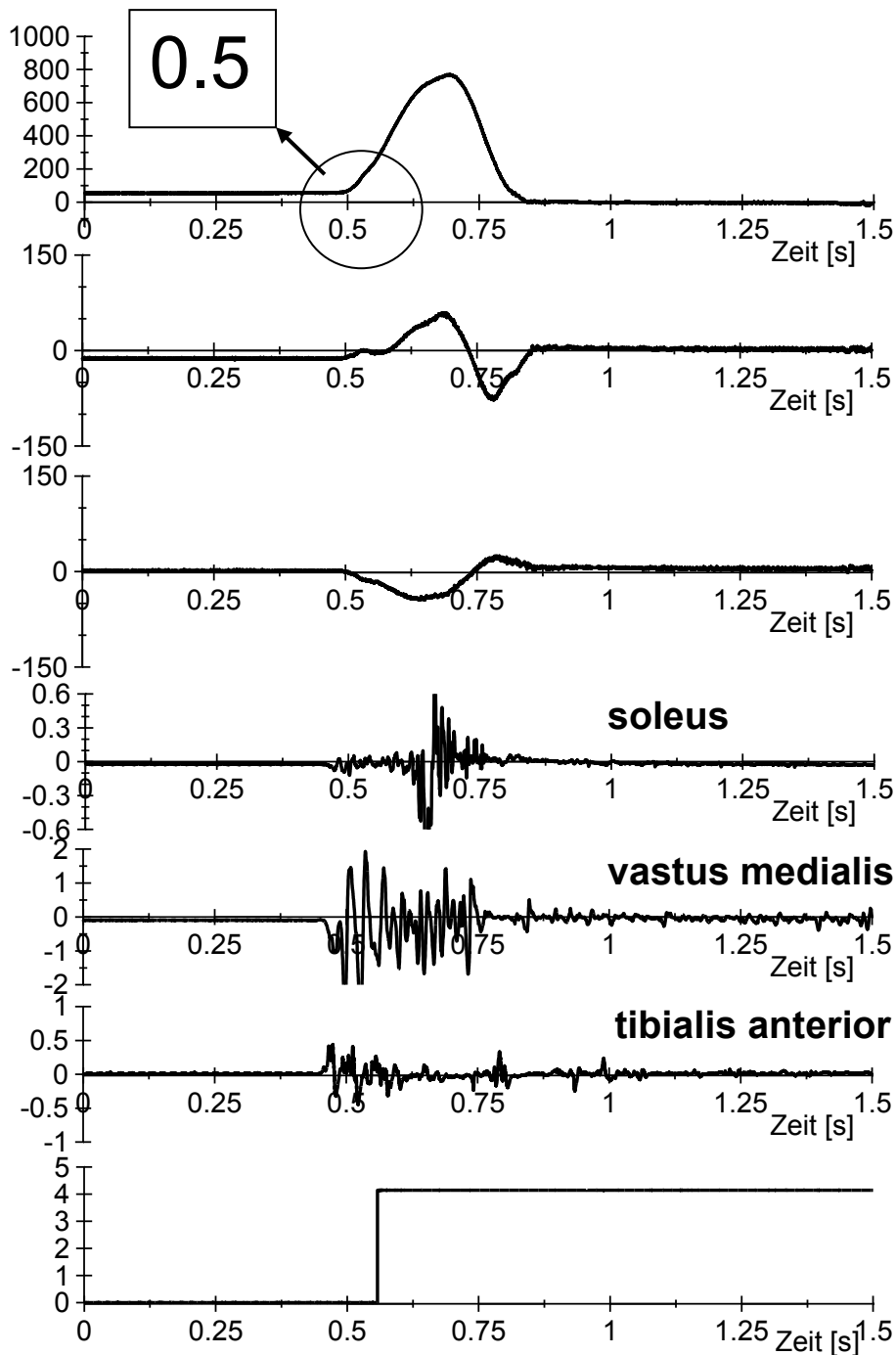


Abb. 21: aufgenommene Parameter der Untersuchung; von oben nach unten: Kraft in Bewegungsrichtung (F_z); Vertikalkraft (F_y); Horizontalkraft (F_x); Soleus-EMG; Vastus medialis-EMG; Tibialis anterior-EMG; Triggersignal. Die Daten stammen von einem Beispieldatensatz eines Probanden bei 1 DoF.

Die erfassten elektromyographischen Signale der untersuchten Muskulatur sind in den Diagrammen vier (Soleus), fünf (vastus medialis) und sechs (tibialis anterior) der Abbildung 20 dargestellt. Die Daten zeigen den gesamten erfassten Zeitbereich (1,5 Sekunden bei 5000 Hz). Die unterste Kurve in Abb. 21 zeigt das Triggersignal der Stimulationsversuche (s. Punkt 6.7.2.). Das Signal wurde aufgenommen, um eine Zuordnung des Zeitpunkts der Stimulation zu den an-

deren Kurven zu vereinfachen. Das Signal wurde in Abhängigkeit von einer definierten Kraftschwelle generiert (s. Punkt 6.7.2.).

6.5. Messung der Kräfte

Für die Messung der Kraftkomponenten wurde ein Element der Firma KISTLER (Winterthur, Schweiz) Typ 9602 A3110 verwendet. Dieses Element wurde direkt hinter der Fußauflageplatte befestigt. Das System arbeitet mit einer internen Ladungsverstärkungselektronik. Der Kraftsensor arbeitet nach dem piezoelektrischen Prinzip und erfasst 3 Kraftkomponenten (F_x , F_y , F_z , s. Abb. 22).

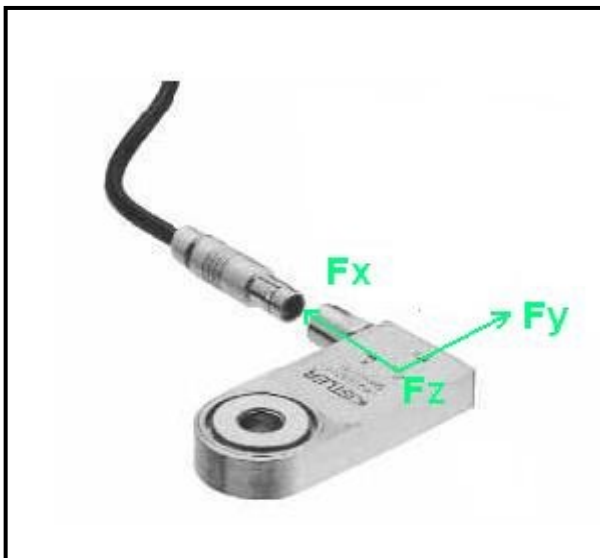


Abb. 22: Kistler Kraftsensor (Typ 9602)



Abb. 23: NI DAQ-Card (Typ 6024E)

Der Kraftaufnehmer war wie folgt kalibriert:

- F_z : ± 1 mV entsprechen $\pm 1,25$ N
- F_y : ± 2 mV entsprechen $\pm 1,25$ N
- F_x : ± 2 mV entsprechen $\pm 1,25$ N

Das intern vorverstärkte Signal des Kraftaufnehmers wurde über einen zusätzlichen Differenzenverstärker geleitet. Dieser diente einer zusätzlichen Störunterdrückung.

Die Einspeisung des Signals in einen Rechner erfolgte über eine DAQ-Karte (Typ 6024E National Instruments, Austin, Texas, USA; Abb. 23). An dieser

DAQ-Karte fand die A/D-Wandlung der Signale statt. Der in diesem Experiment genutzte Analog-Digital-Wandler hat eine Auflösung von 12 Bit mit einer maximalen Samplingrate von 200 ks/s. Die anschließende Datenverarbeitung fand mit der beschriebenen Software am Rechner statt.

6.5.1. Bewegungsdimensionen (Bestimmung von F_x, F_y, F_z)

Am Bewegungsschlitten wurden drei Dimensionen erfasst: F_x , F_y und F_z . In der Biomechanik gibt es keine einheitlich klar definierte Einteilung der Bewegungsrichtungen. Folgende Einteilung ist für die nachstehende Studie vorgenommen worden und gilt für die am Bewegungsschlitten durchgeführten Experimente:

- F_x erfasst die horizontale
- F_y die vertikale Kraft und
- F_z die Kraft in Bewegungs- bzw. Tretrichtung (Abb.24).

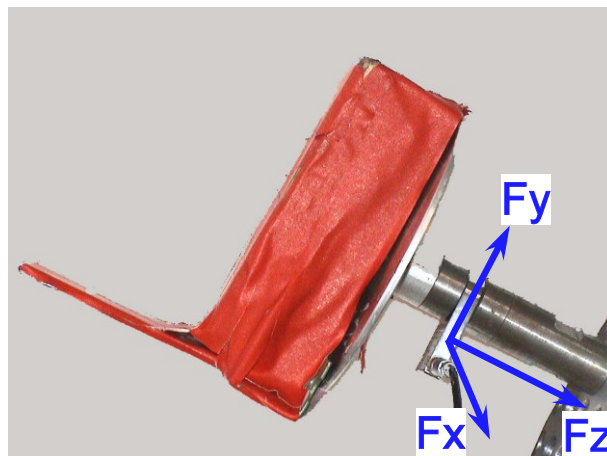


Abb.24: Kistlerelement hinter Fußplatte (gezeigt ist 1 DoF) und Bewegungsdimensionen

Um eventuelle Abweichungen durch elektrische Drifts während der Messungen zu unterbinden wurde vor jeder Bewegungsausführung ein Reset des Ladungsverstärkers vorgenommen. Die Messgenauigkeit konnte so erhöht werden. Untersucht wurden jeweils nur Einzelversuche mit ca. 30 Sekunden Pause zwischen den Versuchen. In den Untersuchungen lag das Hauptaugenmerk auf der Kraft in Bewegungsrichtung (F_z).

6.5.2. Auswertung der Kraftdaten

Die Daten der Kraft in Bewegungsrichtung (F_z) galten als Indikator der Bewegungsleistung. Die Kraft F_z wurde daher in diesen Versuchen genutzt, um die Stimulationen zu triggern und die Bewegung am Schlitten unter den Bedingungen vergleichbar zu machen. Da die Stimulation mit magnetischen Impulsen am Kortex durch die ‚silent Period‘ stark die Bewegungsleistung beeinflusst, wurden nur Versuche **ohne Stimulation** für die Kraftdaten verarbeitet. Dazu wurden der Spitzenwert (Peak) der Kraft-Zeit-Kurve sowie der maximale Anstieg durch Berechnung des Differentials der Kurve bestimmt (s. Abb. 25). Das Differential umfasst mathematisch die Berechnung lokaler Veränderungen einer Funktion. Analoges Vorgehen galt für die Querkräfte F_x und F_y . Bei diesen Kraftkomponenten wurden jedoch jeweils nur die Maximalkräfte bestimmt.

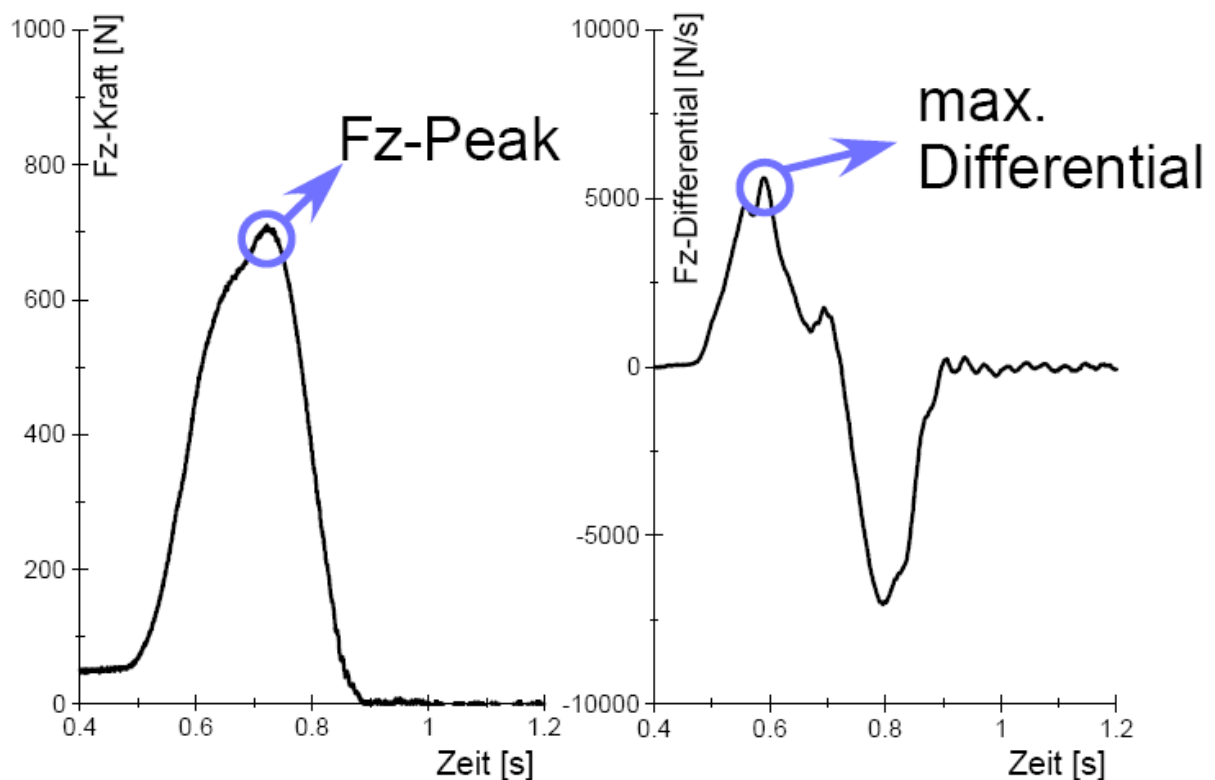


Abb. 25: Relevante Parameter der Auswertung der Kraftkomponenten. Maximale Peaks der Kräfte wurden bei F_z , F_x und F_y bestimmt. Das Differential lediglich für F_z .

6.6. Die Elektromyographie

Die Elektromyographie (EMG) dient der Registrierung physiologischer Zustandsvariationen der Muskelfasermembran (Sarkolemma) (Basmajan & de Luca, 1985). Die Zustandsänderungen resultieren aus einer elektrischen Erregung der Muskelfasern, welche während einer Kontraktion aktiv sind. Die Signalquellen für die Registrierung eines EMGs sind folglich lokalisiert an den depolarisierten Zonen der Muskelfasern (Farina, Merletti und Stegemann, 2004).

Ausgangspunkt ist ein Ionenungleichgewicht zwischen Innen- und Außenraum der Muskelzelle, welches ein Ruhepotential auf der Muskelfasermembran von -60 bis -90 mV formt (Enoka, 1994). Elektrische Erregungen über einlaufende Aktionspotentiale, welche über einen motorischen Nerv geleitet werden, breiten sich von den motorischen Endplatten her über den ganzen Muskel aus (Zschorlich, 1987).

Die axonalen Aktionspotentiale bewirken eine kurzfristige Depolarisation (vom Wert des Ruhepotentials bis auf ca. + 30 mV) der Muskelfasermembran, gefolgt von einer sofortigen Repolarisationsphase, welche eine Nach-Hyperpolarisation unterhalb des Ruhepotentials bewirkt (Enoka, 1994). Die Erregung der Muskelfasermembran bewirkt eine Ausschüttung von Ca^{2+} -Ionen in den intrazellulären Raum. Das in der Muskelzelle entstandene intrazelluläre Aktionspotential propagiert entlang der Muskelfasern und verursacht einen transmembranösen Ionenstrom, welcher sich entlang des Sarkolemmas ausbreitet (Farina, Merletti und Stegemann, 2004). Wurde ein Aktionspotential im Sarkolemma erzeugt, konvertieren vielfältige Prozesse das Kommando (Aktionspotential) in die Kraft der Muskelfasern (‘muscle fibre force’; Enoka, 1994). Diese Prozesse werden bezeichnet als ‘Erregungs-Kontraktions-Koppelung’ (ebd.). Das EMG repräsentiert dabei die Messung der Aktionspotentiale des Sarkolemmas (ebd.) auf der Grundlage der beschriebenen Prozesse.

Das Gesamtsignal des Oberflächen-EMG's setzt sich aus mehreren einzelnen Muskelaktionspotentialen (MUAP = motor unit action potential; Zschorlich, 1987) zusammen. Das Oberflächen-EMG erlaubt daher keine direkte Aussage über einzelne motorische Einheiten eines Muskels. Die Abbildung 26 zeigt das

Zustandekommen eines Signals durch die Überlagerung der MUAPs. Es entsteht so das Interferenzsignal, welches das gemessene EMG-Signal darstellt.

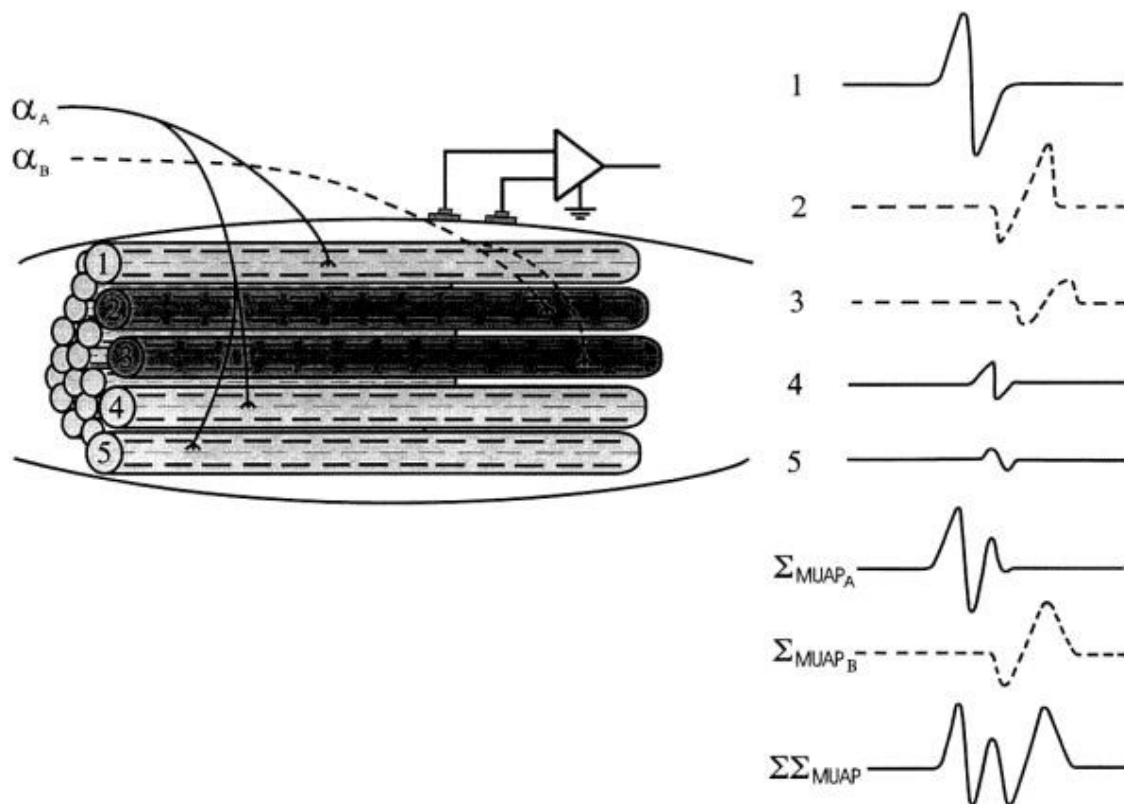


Abb. 26: Erzeugung des Elektromyogramms durch MUAPs (Kamen & Caldwell, 1996)

Erfassung des EMGs

Die Erfassung der myoelektrischen Aktivität in dieser Untersuchung erfolgte mittels bipolarer Ableitung (Merletti & Hermens, 2004). Bei diesem Verfahren werden drei Elektroden verwendet, wobei letztlich die Spannungsdifferenzen zwischen den Elektroden 1 und 2 (D1) sowie 2 und 3 (D2) gemessen werden (s. Abb. 27). Die indifferente Erdungselektrode befindet sich in der Mitte des Muskelbauches (E2 in Abb. 27).

Über diese Methode werden mögliche Einflüsse von Störsignalen verringert. Als Beispiel solcher Störsignale wären Netzspannungsfelder zu nennen, welche an beiden Ableitelektroden auftreten. Durch die Differenzenbildung werden solche Einflüsse unterdrückt, sodass nur das Nutzsignal der Muskelaktivität registriert wird.

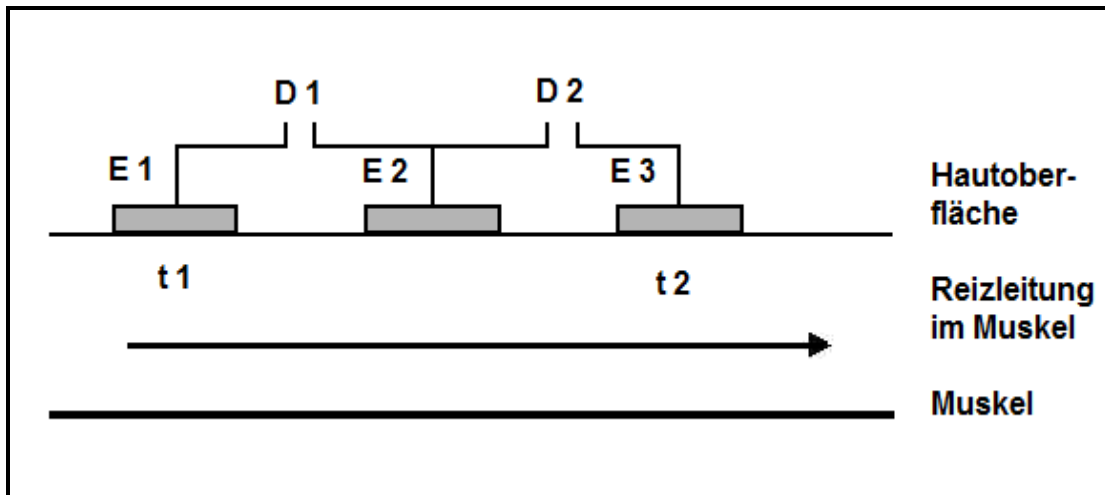


Abb. 27: Schematische Darstellung der Elektrodenanordnung von Oberflächen Elektroden über einem Muskel. E1 und E3 sind die eigentlichen Ableitelektroden, E2 stellt die Masselektrode dar. Die Aktionspotentiale erreichen die Elektroden zu den Zeiten t1 und t2.

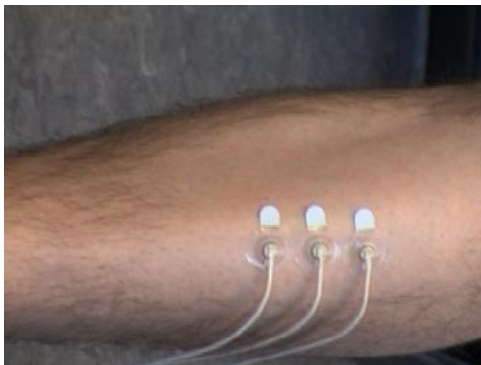
Die elektromyographischen Daten wurden mittels runder Ag-AgCl-Oberflächen Elektroden mit einem Durchmesser von 6 mm (Hellige Babyelektroden) und einem Vorverstärker (Faktor: 500) erhoben. Größere Elektroden neigen zu einer exzessiven Tiefpass-Filterung (Merletti und Hermens, 2004), weshalb die kleinen Elektroden bevorzugt wurden.

Der EMG-Verstärker besitzt einen Eingangswiderstand von 10 Gigaohm und eine Bandbreite von 0,1 bis 1000 Hz. Vor dem Anbringen der Elektroden wurde die entsprechende Stelle über dem Muskel rasiert, mit Alkohol von Fett befreit und leicht angeraut. Spezielles Kontaktgel (Parker Laboratories, Fairfield, USA) erhöhte die Leitfähigkeit der Kontaktfläche zwischen Haut und Elektrode.

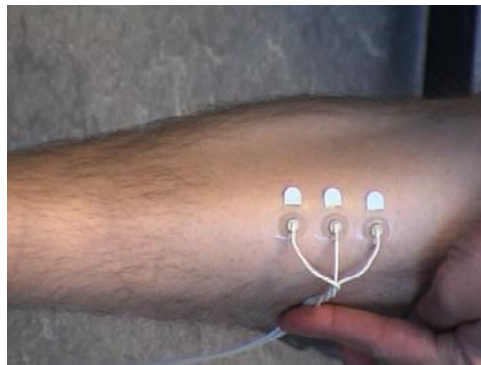
Die Befestigung der Elektroden erfolgte in Faserrichtung des Muskels (ebd.) mit beidseitig klebenden Elektrodenringen genau auf dem Muskelbauch, wobei darauf geachtet wurde, dass sich die Elektroden nicht überlappen (s. Abb. 28a). Der Interelektrodenabstand betrug 3 cm. Das zusätzliche Verdrillen der Kabel diente der Minimierung von Artefakten bei den Ableitungen (s. Abb. 28 b). Um die Klebekraft der Elektroden zu verbessern, wurde die umliegende Haut mit Kollodium bestrichen (Laurig, 1970) und die Elektroden mit Fixomull Stretch abgeklebt.

Der Vorverstärker wurde ebenfalls auf der Hautoberfläche befestigt und mit den Elektroden und der Verteilerbox für BNC und Bindestecker verbunden. Das Ein-

lesen der Daten in den Aufnahmerechner erfolgte über die oben beschriebene DAQ-Karte.



a



b

Abb. 28: a) Position der Elektroden auf der Haut; b) Verdrillung der Elektroden

6.6.1. Verarbeitung des EMGs

Das durch die Elektroden gemessene EMG repräsentiert die mechanische Aktivität des Muskels (Zschorlich, 1987). Mit der Zunahme der myoelektrischen Aktivität des Muskels koinzidiert auch eine Zunahme der Frequenz und der Amplitude des gemessenen EMGs. Abbildung 29 zeigt das Verhalten eines EMGs bei leicht zunehmender Kraftentwicklung.

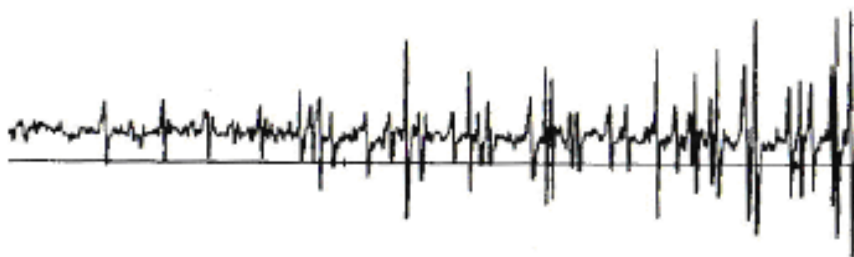


Abb. 29: EMG bei leicht zunehmender Kraftentwicklung (Zschorlich, 1987)

Das neuromuskuläre System gilt in diesen Betrachtungen als unbekannte Größe, welche ein stochastisches Signal erzeugt (ebd.). Die Beurteilung der Kraftentwicklung des Muskels in den Versuchen setzt eine Nutzbarmachung dieses stochastischen Signals voraus. Dazu sind Arbeitsschritte nötig, welche im Folgenden erläutert werden.

Das Roh-Signal des EMGs wurde zunächst geschnitten (s. Abb. 30) und anschließend gefiltert. Dazu wurde ein Butterworth-Bandpass-Filter (Filtergrad 2) mit einer unteren Grenzfrequenz von 10 Hz und einer oberen von 500 Hz verwendet. Die Filterung dient dazu, ungewünschte Frequenzanteile aus dem geschnittenen Rohsignal zu entfernen. Die verwendeten Einstellungen lassen nur Biosignalkomponenten mit Frequenzen über 10 Hz „passieren“ und unterdrücken niederfrequente Signalanteile. Der Tiefpassfilter von 500 Hz unterdrückt alle Signalanteile über dieser Frequenz (Kaelin-Lang, 2007). Das gefilterte Signal wurde anschließend gleichgerichtet. Mit diesem Schritt wurde sichergestellt, dass die absoluten Beträge der positiven und negativen Flächen des EMG-Signals berücksichtigt sind. Um eine repräsentative Hüllkurve zu erhalten, erfolgte eine 20-Punkt-Nachbarschaftsglättung mit symmetrischer Verteilung. Mit der Glättung wurde beabsichtigt, hochfrequente Fluktuationen des Nutzsignals zu unterdrücken (Basmajan und DeLuca, 1985). Das Integral dieser Hüllkurve ist das iEMG und repräsentiert die Aktivität des Muskels über einen bestimmten Zeitbereich.

Das Integral berechnet sich entsprechend der Formel (Basmajan & DeLuca, 1985):

$$iEMG = \int_0^T |m(t)| dt$$

Formelzeichen:

m(t)= Signal (EMG)
T= Zeitbereich

Um den Zeitbereich der Daten auf die Phase der Kraftwirkung zu beziehen, wurden die EMG-Daten anhand der Fz-Kurve geschnitten. Dazu war der Beginn der Kraftentwicklung bei 0,5 Sekunden definiert (s. Softwaretriggerung der Aufnahmedaten; Punkt 6.4.).

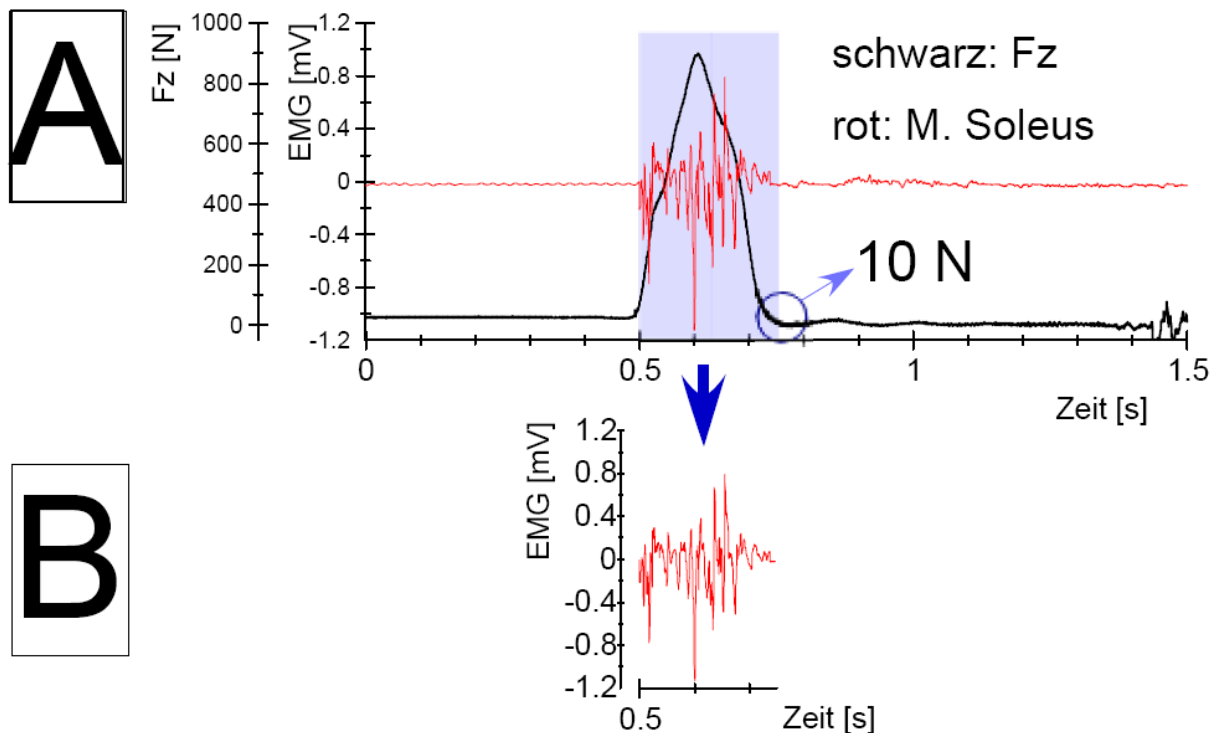


Abb. 30: Ausschneiden der relevanten EMG-Daten aus dem Roh-Signal eines Versuchs am Bewegungsschlitten. A: Beispiel eines Rohdatensatzes eines EMGs und der Fz-Kraft über den gesamten erfassten Zeitbereich. Das blau unterlegte Feld kennzeichnet den Bereich von Interesse. B: ausgeschnittenes Signal für die Weiterverarbeitung

Das Ende der Schlittenbewegung wurde definiert, wenn die Fz-Kurve unterhalb eines Wertes von 10 N fiel (s. Abb. 30 A). Die Abbildungen 30 und 31 dokumentieren die einzelnen Arbeitsschritte, Abb. 30 zeigt den gewählten Zeitbereich (blaues Areal in Abb. 30).

Die geschnittenen Daten wurden anschließend mit den oben beschriebenen Schritten weiterverarbeitet um Aussagen über die elektrische Aktivität des Muskels über den gewählten Zeitbereich zu erlangen (Laurig, 1983).

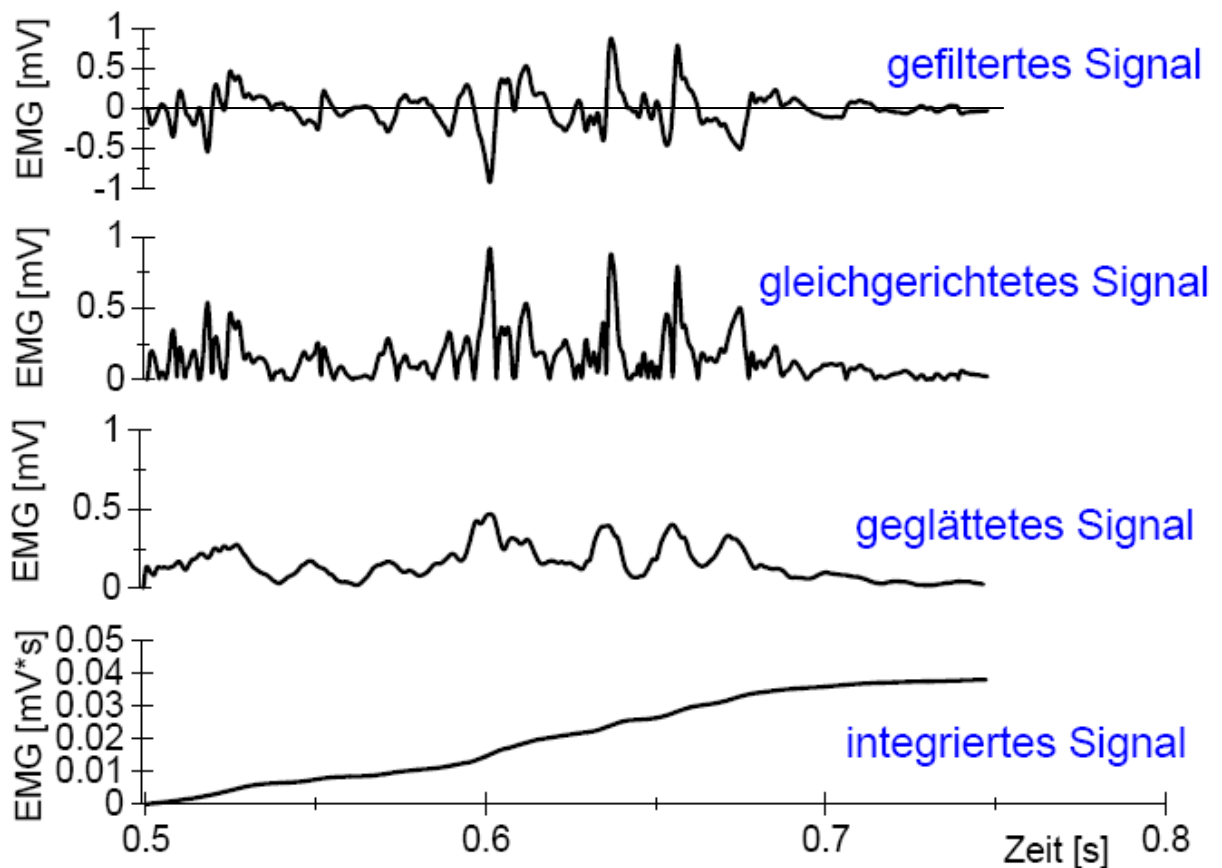


Abb. 31: Weiterverarbeitung des geschnittenen Roh-EMG-Signals aus Abb. 30. Die einzelnen Schritte sind im Text näher definiert. Um eine bessere Sicht auf die Daten zu gewährleisten wurde die Darstellung vergrößert.

6.7. Studiendesign

Die Untersuchungen wurden durchgeführt, um die Beiträge zentraler und peripherer Komponenten zur Muskelaktivierung bei einer willkürlichen Stabilisierungsaufgabe zu evaluieren. Durch die Variationsmöglichkeiten des Schlittens war es möglich, die Strategien des motorischen Systems bei Stabilisierungsaufgaben mit unterschiedlichen Graden der Instabilität (1 und 3 DoF) zu erforschen. Das Design war so konzipiert, dass durch eine Standardisierung der Schlittenbewegung die Stabilisierungsaufgaben vergleichbar wurden. Um die Strategien des motorischen Systems näher charakterisieren zu können, wurden zusätzlich Referenzmessungen vorgenommen, welche Bezugsmöglichkeiten boten, um eventuelle bahnende oder hemmende Effekte beurteilen zu können. Der Studie liegt ein Innersubjekt-Design zugrunde. Diese Herangehensweise schließt eine interindividuelle Variation als Faktor aus (Vincent, 1999, S. 172).

Die Zielmuskulatur für die Untersuchung des H-Reflexes (s. 1.2) und der magnetischen Stimulation war der M. Soleus der rechten unteren Extremität. Magnetisch evozierte Potentiale wurden zusätzlich vom M. tibialis abgeleitet.

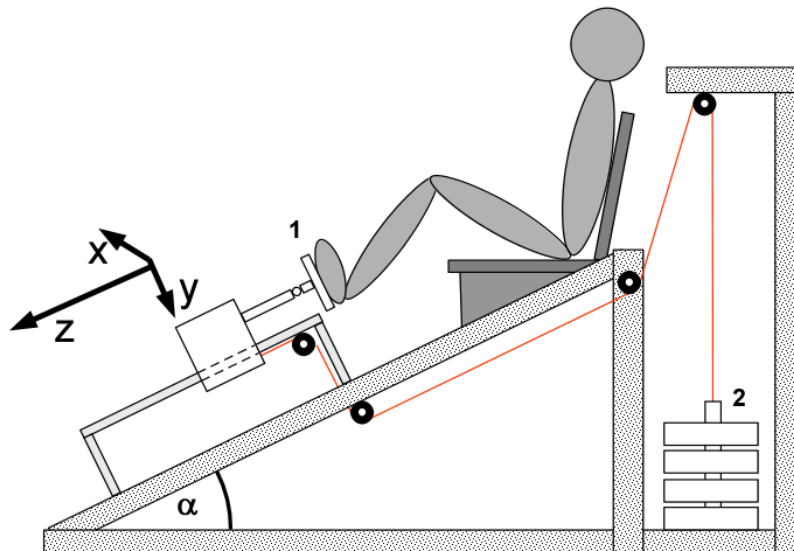


Abb. 32: Bewegungsschlitten. 1: variable Fußplatte; 2: Gewichte. Die Bewegungsdimensionen sind gekennzeichnet (s. auch Abb. 23)

Die Versuchsreihen wurden an einem, an der Universität Rostock konzipierten, Bewegungsschlitten (Abb. 32) durchgeführt. Die Abbildung 32 zeigt den generellen Aufbau des Schlittens.

Die Probanden saßen mit einem Kniewinkel von 90° auf dem Schlitten, wobei der rechte Fuß auf einer Fußplatte abgelegt wurde (Sprunggelenkwinkel 90°). Über ein Seilsystem mit vier Rollen wurde ein Gewicht von 32,5 kg (2 in Abb. 32) durch eine Extensionsbewegung des Beins weggestoßen. Der bewegliche Teil des Schlittens war mit der Fußplatte (Position 1 in Abb. 32) verbunden, so dass die Kraft nur über die Fußplatte auf das externe System aufgebracht werden konnte. Die Versuchsanordnung stellt in dieser Form eine geschlossene kinetische Kette dar (Lutz et al., 1993; Escamilla et al., 1998).

Der Schlitten selbst beschreibt eine schiefe Ebene mit einem Neigungswinkel $\alpha=30^\circ$. Die beweglichen Schlittenteile besitzen ein Eigengewicht von 18,2 kg.

Die Fußplatte konnte variiert werden, um Bedingungen mit verschiedenen Stabilisierungsanforderungen zu schaffen. Eine starre Fußplatte erlaubte bei beweglichem Schlitten 1 DoF (in Bewegungsrichtung des Schlittens). Eine zweite

bewegliche Fußplatte war über ein Kugelgelenk mit dem Schlitten verbunden und erlaubte dadurch Bewegungen mit 3 DoF in horizontaler und vertikaler Richtung sowie Rotationsbewegungen. Diese Schlittenkonfiguration erlaubte Flexion/Extension sowie Inversion/Eversion des Fußes.

Tabelle 2: Bedingungen innerhalb des Versuchs

	Freiheitsgrade	Art der Fußplatte	Beweglichkeit
Bedingung 1	1 DoF	Starre Fußplatte	Schlitten beweglich
Bedingung 2	3 DoF	Bewegliche Fußplatte	Schlitten beweglich

Die Auflage des Fußes auf der Fußplatte garantierte bei diesen Versuchen, dass eine externe Kraft auf das Sprunggelenk wirkt und damit ein veränderlicher Grad an Stabilisierungsanforderungen beim Wechsel der Bedingungen ermöglicht wurde. Die Fersenaufgabe an den beiden Fußplatten gewährleistete einen gleichen Angriffspunkt der Kraft zwischen den einzelnen Versuchen durch eine reproduzierbare Fußauflage.

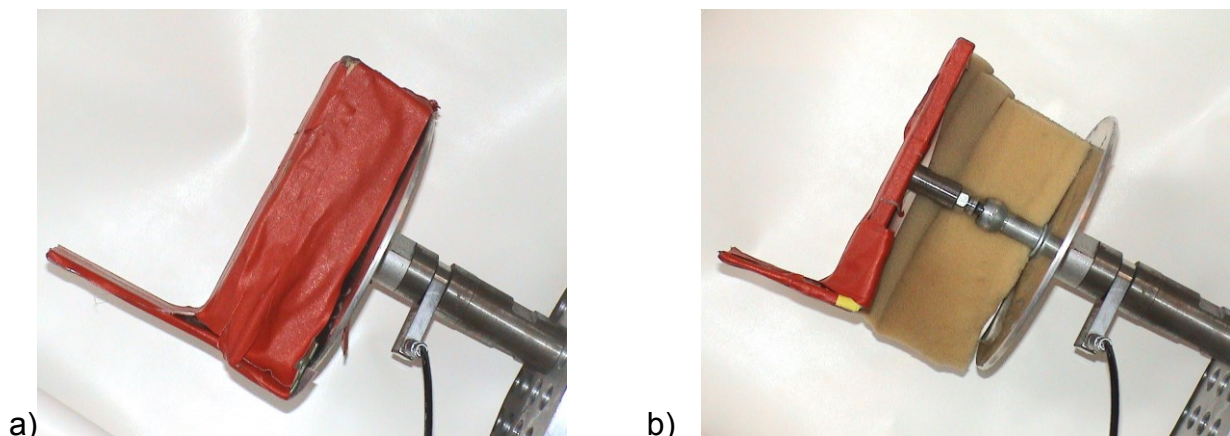


Abb. 33: Fußplatten des Bewegungsschlittens mit Auflagefläche a) 1 DoF b) 3 DoF, mit Verbindung über Kugelgelenk

Bei der 3 DoF- Bedingung wurde zusätzlich Schaumstoff verwendet, um den Probanden vor zu großen Belastungen und damit eventuellen Verletzungen zu bewahren.

Die Aufgabe der Probanden bestand darin, einen **maximal schnellkräftigen Kraftstoß** zu realisieren. Dazu mussten die Arme locker vor dem Körper verschränkt sein. Die Arme in dieser Position zu halten war eine ausdrückliche Bedingung, da die durchgeführten elektrophysiologischen Untersuchungen anfällig

für Veränderungen jeglicher Art sind, auch wenn sie nicht im oder um den untersuchten Muskel herum stattfinden. Als Beispiel ist das Jendrassik-Manöver und dessen Einfluss auf den H-Reflex zu nennen (Dowman & Wolpaw, 1988). Der Oberkörper sollte komplett ruhig gehalten werden, was besonders bei den Versuchen mit transkranieller magnetischer Stimulation wichtig war, um während der Versuchsdurchführung den Verbleib der Spule in der korrekten Position sicherzustellen. Um die Ruhigstellung des Oberkörpers zu gewährleisten, wurden probeweise Versuche mit applizierter Magnetspule, jedoch ohne Stimulation gemacht. Das kontralaterale Bein sollte in ruhender Position auf dem Schlitten positioniert werden. Auch dies ist nötig, da sich in der Literatur Hinweise auf kontralateral hemmende Effekte des Soleus-H-Reflexes (Collins et al., 1993) als auch fazitätierende Effekte in kontralateralen homonymen Muskeln bei der TMS (Stedman et al., 1998) finden lassen. Zusätzlich war ein Punkt an der gegenüberliegenden Wand mit den Augen zu fixieren, um auch mögliche visuelle Reize zu minimieren und eine Drehung des Kopfes zu verhindern (Kameyama et al., 1989).

Die Versuchspersonen bekamen folgende Instruktionen:

- Jeder Proband kann selbst bestimmen, wann er den Kraftstoß beginnt. Dazu soll neben der korrekten Körperhaltung und –position auch eine ausreichende Konzentration auf die Aufgabe vorhanden sein.
- Ein akustisches oder visuelles Startsignal erschien nicht zweckmäßig, da nach einer selbst gewählten Routine gehandelt und keine Zeit-Reaktions-Aufgabe geschaffen werden sollte.
- Vor einem Versuch sollte eine vorher festgelegte Vorspannung nicht überschritten werden (s. Punkt 6.7.1.3.).
- Nach einem Versuch sollte das Bein sofort von den beweglichen Schlittenteilen weggenommen werden, um mögliche Verletzungen durch den in Ausgangsposition zurückfahrenden Schlitten zu verhindern.

Die Tests bestanden aus bis zu vier Einzelsitzungen eines Probanden. In der ersten wurde die Bewegung geübt (s. Punkt 6.7.1.2.). Diese Sitzung galt als Familiarisierungsphase. In der zweiten Sitzung wurden die Daten der Muskelaktivitäten ohne Stimulation erhoben. Jeder Proband hatte jeweils fünf Versuche

pro Bedingung (1 & 3 DoF) zu absolvieren. Die dritte Sitzung umfasste die Versuche mit Elektrostimulation und die vierte die Versuche mit magnetischer Stimulation (s. unten). Bei 10 der 21 Probanden wurden die Versuche mit einer der Stimulationsarten und diejenigen ohne Stimulation in einer Sitzung durchgeführt. Dies geschah jeweils auf eigenen Wunsch der Probanden.

Tabelle 3: Einzelsitzungen der Versuche und deren Inhalte

Sitzung	Inhalt	aufgenommene Parameter
1	Übungsphase der Bewegung	
2	Aufnahme der Aktivitäten und Kräfte ohne Stimulation	Kräfte EMG
3	H-Reflex-Studien	Kräfte EMG periphere Elektrostimulation
4	TMS-Studien	Kräfte EMG TMS

Der grundsätzliche Versuchsablauf bei den Studien des H-Reflexes ist in Tabelle 4 vermerkt. Bei den Probanden wurde zunächst die Lage des Nervus tibialis in der Fossa poplitea und damit der optimale Stimulationsort bestimmt (für nähere Angaben s. Punkt 6.8.). Dann erfolgte eine Erwärmung auf einem Fahrradergometer bei 60 Watt für 10 Minuten. Es folgte die Aufnahme der Rekrutierungskurve und anschließend die Bestimmung der Aktivität bei maximaler willkürlicher Kontraktion (MVC) des M. soleus bei fünf Versuchen.

In den Schlittenversuchen wurden je **fünf Versuche pro Zeitpunkt, pro Bedingung** absolviert. Insgesamt wurden so 20 gültige Versuche je Stimulationsart pro Proband in die Betrachtungen aufgenommen. Dieses Vorgehen stellte einen Kompromiss für die Dauer der Untersuchung dar (Kaelin-Lang, 2007).

Tabelle 4: Versuchsablauf der H-Reflex-Studien am M. Soleus

Arbeitsschritt	Zweck	Zeitumfang [min]
Auffinden des Nervs	Bestimmung des optimalen Stimulationsortes	3
Fahrradergometer 10 min bei 60 Watt	Erwärmung, um einer Erwärmung durch die Schlittenversuche vorzubeugen	10
Rekrutierungskurve	Feststellen der reflexassoziierten Parameter	10
MVC Soleus	Bestimmung der Aktivität bei maximaler willkürlicher Kontraktion	1
20 Schlittenversuche unter den Bedingungen (je 5 gültige pro Bedingung pro Zeitpunkt)	Ergebnisse der H-Reflex-Studien	60-90
Referenzversuche	Bezug zur Situation ohne Stabilisierung am Schlitten	20-30
		Total: 105-145

Das Prozedere der Versuche mit magnetischer Stimulation ähnelte dem des H-Reflexes. Anstelle der Rekrutierungskurve wurde ein Mapping der kortikalen Muskelrepräsentationen sowie die Bestimmung der Stimulationsschwelle durchgeführt (näheres s. Punkt 6.9.). Neben dem SOL wurde zusätzlich der M. tibialis untersucht, was zusätzliche Referenzmessungen auch in diesem Muskel erforderte. Die Tabelle 5 dokumentiert die Arbeitsschritte und den zeitlichen Umfang dieser Versuche.

Tabelle 5: Versuchsablauf der TMS-Studien am M. Soleus und M. tibialis anterior

Arbeitsschritt	Zweck	Zeitumfang [min]
Mapping+ Schwellenbestimmung	Bestimmung des optimalen Stimulationsortes am Kortex	15
Fahrradergometer 10 min bei 60 Watt	Erwärmung, um einer Erwärmung durch die Schlittenversuche vorzubeugen	10
MVC Soleus und TA	Bestimmung der Aktivität bei maximaler willkürlicher Kontraktion	1
20 Schlittenversuche unter den Bedingungen (je 5 gültige pro Bedingung pro Zeitpunkt)	Ergebnisse der TMS-Studien	60-90
Referenzversuche Sol + TA	Bezug zur Situation ohne Stabilisierung am Schlitten	45-60
		Total: 120- 170

Um die eventuellen Effekte der Ermüdung und situationsbedingte Anpassungen durch einen Wechsel der Bedingungen möglichst auszuschließen, wurden zwischen den Probanden Variationen in der Reihenfolge der Bedingungen vorgenommen. Dies geschah in randomisierter Abfolge. Insgesamt ergaben sich durch die vier Bedingungen $2^4 = 16$ Möglichkeiten.

Durch diese Variation wurde erreicht, dass die Reihenfolge der getesteten Bedingungen und deren Zeitpunkte während des Tests keinen Einfluss auf die Ergebnisse hatten.

6.7.1. Schlittenversuche

Vor den Versuchen mit Messdatenaufnahme erfolgten eine Übungsphase der Bewegung und ein Aufwärmprogramm. Beide Prozesse sollten dazu beitragen, dass mögliche Varianzquellen minimiert werden.

6.7.1.1. Erwärmung

Zur Vorbereitung der Probanden auf die Belastung am Schlitten wurde eine Erwärmung auf einem Fahrradergometer durchgeführt. Die Probanden mussten dazu bei einer Leistung von 60 Watt über 10 min fahren. Um keine cool-down Effekte durch zu lange Wartezeiten nach Beendigung der Erwärmung zu produzieren, wurde die Applikation der Elektroden auf der Haut vor der Erwärmung vorgenommen. Die Elektroden wurden dazu mit Kollodium und Fixomull Stretch fixiert. Durch die vorbereitenden Maßnahmen auf dem Fahrradergometer sollte einem Erwärmungseffekt während der Schlittenbewegung vorgebeugt werden. Die Variation der Stimulationsbedingungen und der Zeitpunkte zwischen den Probanden unterstützte die Minimierung dieses Effektes zusätzlich.

6.7.1.2. Übungsphase der Schlittenbewegung

Die Versuche auf dem Schlitten sollten nach einer selbst bestimmten Routine ausgeführt werden. Dazu ging den eigentlichen Versuchen zur Erhebung der Messdaten eine Übungsphase voran. Diese diente dazu, die Bewegung zu optimieren und zu ökonomisieren. Die Größe der Antwort auf einen TMS-Impuls

hängt von der ausgeführten Aufgabe und dem Umfang des Trainings dieser Aufgabe ab (Latash et al., 2003a). Es wird angenommen, dass Änderungen der kortikospinalen Erregbarkeit in den frühen Phasen einiger Typen des motorischen Lernens involviert sind (ebd.).

Erforderlich war eine Lernphase insbesondere bei 3 DoF, da die Stabilisierung der Bewegung gelernt werden musste. Abbildung 34 dokumentiert die Übungsphase anhand der Kraft in Bewegungsrichtung (F_z) bei 3 DoF.

Im Verlauf der Übungsphase zeigten sich anfängliche Schwierigkeiten bei der Umsetzung der Stabilisierungsbewegung bei 3 DoF. Versuch Nummer 1 (#1 in Abb. 34) lässt das Unvermögen des Probanden, Kraft aufzubauen, erkennen. Im Verlauf der Übungsphase verbesserte sich die Ausführung der Bewegung und zeigte einen konstanteren Kraftaufbau.

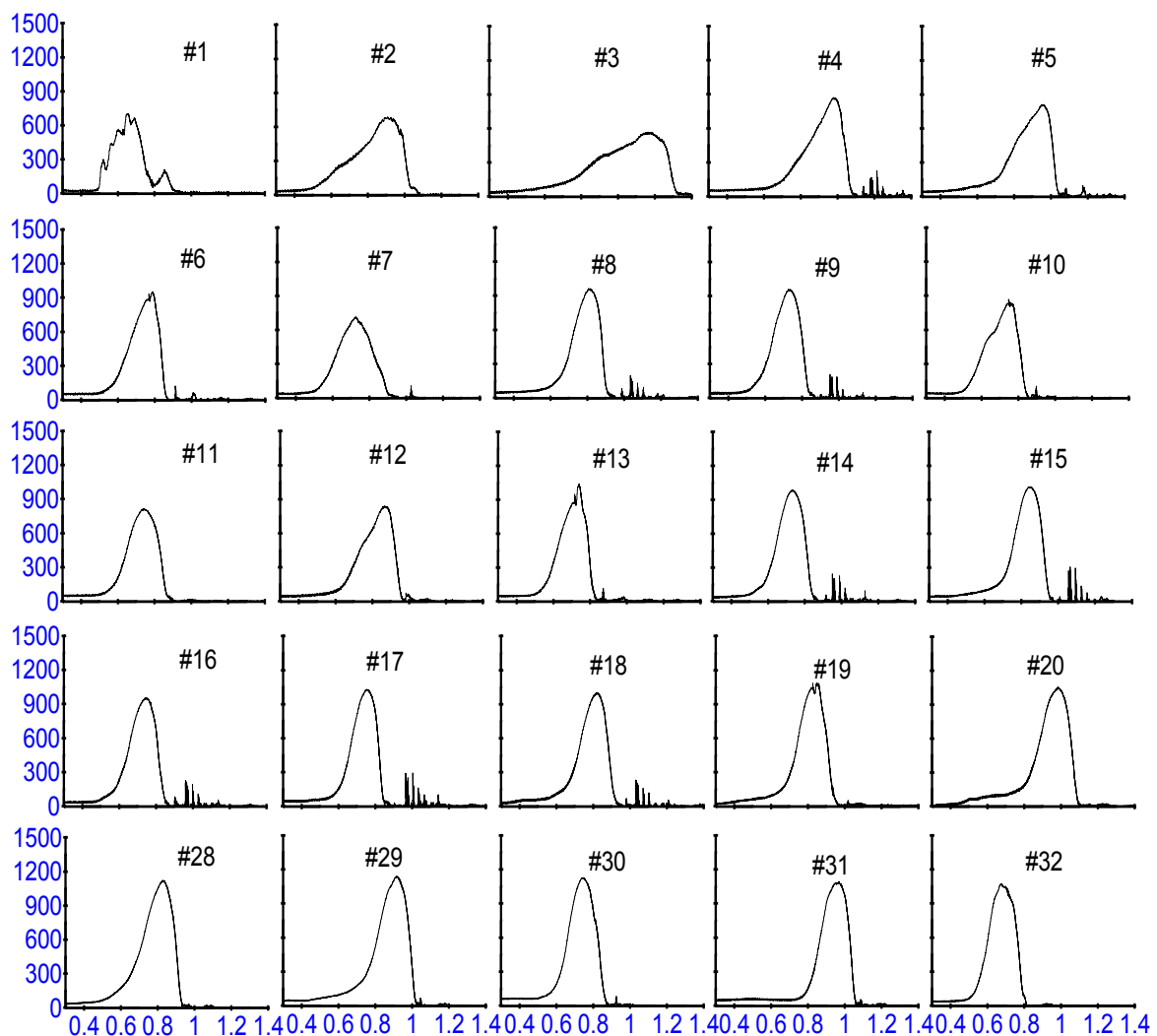


Abb. 34: Verläufe der Kraft in Bewegungsrichtung (F_z) in Abhängigkeit von der Versuchsanzahl bei 3 DoF eines Probanden. Gezeigt sind die Versuche 1 (#1) bis 20 (#20) und 28 (#28) bis 32 (#32). Bei Versuch 32 galt die Bewegung als erlernt

Charakteristisch ist, dass mit dem optimierten Kraftaufbau auch eine Erhöhung der maximalen Kraftproduktion einhergeht. Die Abbildung 35 verdeutlicht die Verläufe der Kraftänderungsgeschwindigkeiten der Fz-Kurven berechnet aus dem Differential. In der Abbildung 38 sind die Werte der maximalen Kraft in Bewegungsrichtung in Abhängigkeit von der Nummer des Versuchs dargestellt. Im Verlauf der Übungsphase zeigte sich ein homogener werdender Kraftaufbau, der durch eine „geradlinige“ Kurve mit nur einem Peak gekennzeichnet war. Bei Versuch Nummer 32 (#32 in Abb. 34) galt die Stabilisierungsbewegung als erlernt. Als weiteres Kriterium zur Beurteilung des Lernprozesses galt die Kraftanstiegsteilheit der Fz-Kurven.

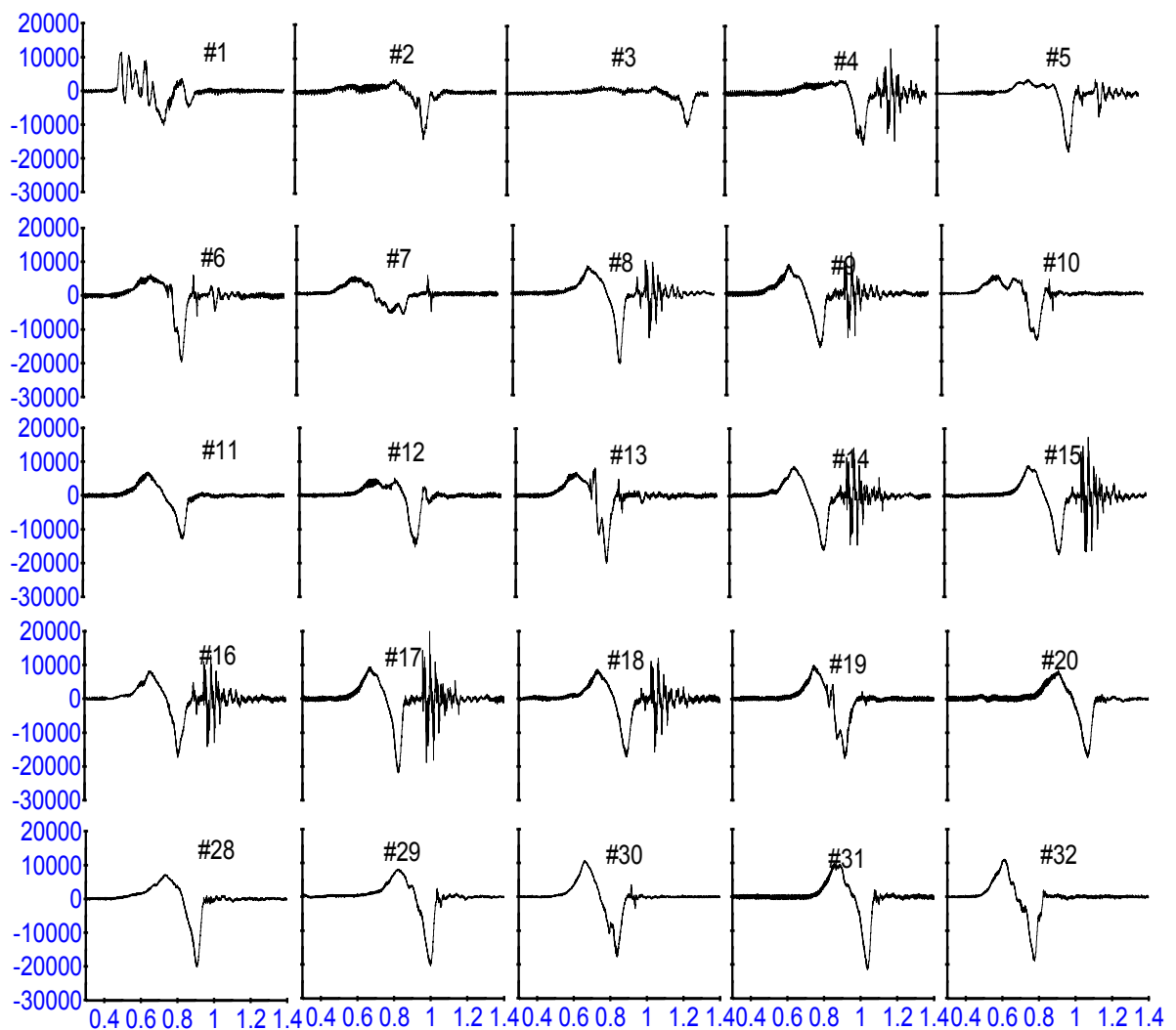


Abb. 35: Verläufe der Kraftanstiegsteilheiten der Fz-Kurven aus Abb. 35 in Abhängigkeit von der Nummer des Versuchs bei 3 DoF eines Probanden.

Die in Abbildung 35 dargestellten Kurven zeigen den Lernprozess der Schlittenbewegung bei 3 DoF anhand des Differentials der Fz-Kurven. Bei Versuch

Nummer 32 (#32 in Abb. 35) zeigte sich die Umsetzung der Bewegung als frei von Perturbationen oder Beeinträchtigungen durch die Art der Aufgabe. Anhand der Abbildungen 34 und 35 kann die Bewegung bei Versuch Nummer 32 (#32 in Abb. 34 & 35) als erlernt angesehen werden.

Der Lernprozess führte außerdem zu veränderten Aktivitätsmustern der untersuchten Muskulatur. Abbildung 36 zeigt die Verläufe des M. soleus, M. tibialis anterior und des M. vastus medialis als gemittelte Hüllkurven aus den ersten fünf Versuchen (schwarz) und den letzten fünf Versuchen (rot). Die Daten gehören zu den Kraftverlaufskurven aus den Abbildungen 34 und 35. Der Beginn der Lernphase umfasst die Verlaufskurven #1 bis #5, das Ende die Kurven #28 bis #32 der beiden Abbildungen.

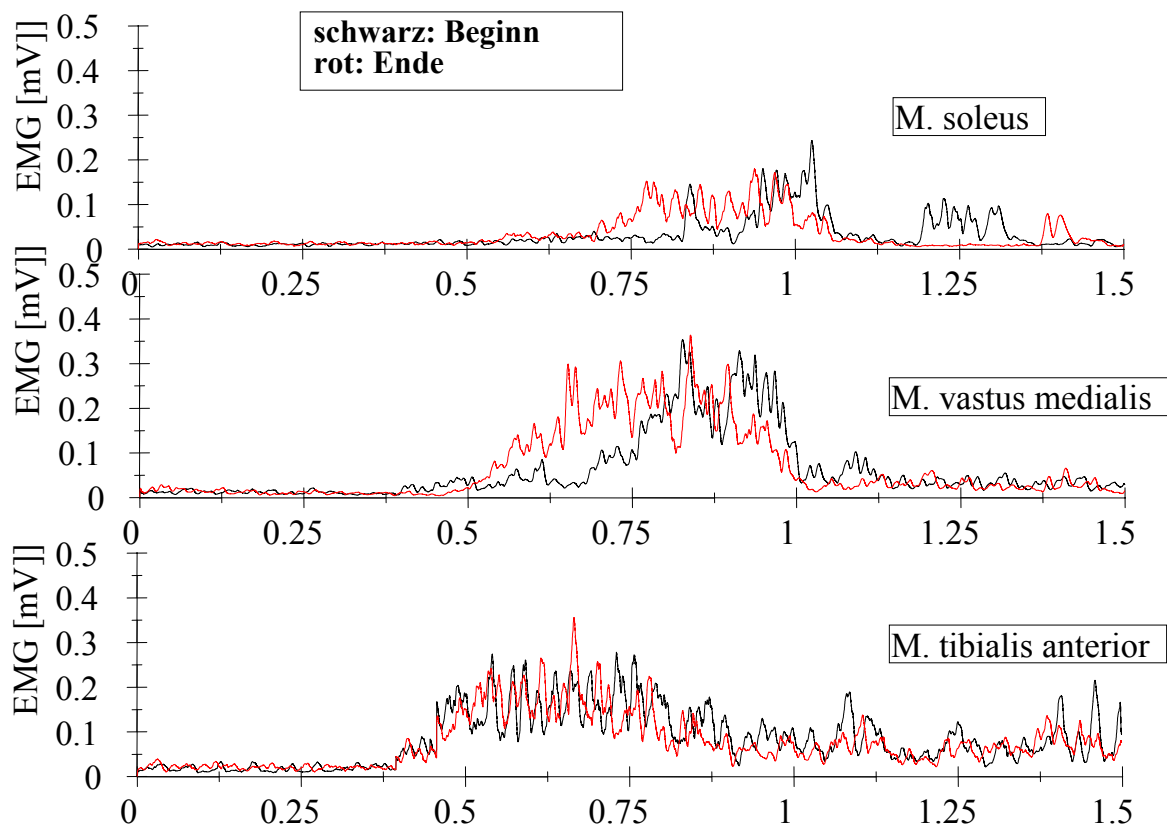


Abb. 36: Verlaufskurven der Muskelaktivitäten des M. vastus medialis, M. tibialis anterior und des M. soleus zu Beginn und zum Ende der Lernphase eines Probanden.

Die Grafiken lassen deutlich die Unterschiede beim M. Soleus und M. vastus medialis zu Beginn und zum Ende der Lernphase erkennen. Mit diesen Veränderungen der muskulären Aktivitätsmuster gehen zudem die Veränderungen der Kraftkurven einher (Abbildungen 34 & 35). Die Entwicklung gleichmäßiger

Muster ist entscheidend bei der Beurteilung möglicher neuronaler Mechanismen.

Die Auswertung der Aktivität aus dem Integral der Hüllkurve (iEMG) dokumentiert weiterhin, dass der M. vastus medialis eine höhere Aktivität zeigt, die bei den Stabilisatoren des Fußgelenks (SOL+TA) hingegen geringfügig geringere Werte aufweisen (Abbildung 37). Im Falle des TA zeigte sich die Veränderung als statistisch signifikant (t-Test: $p < 0.001$). Es muss dabei erwähnt werden, dass in diesen Versuchen die Berechnung der Aktivitäten auf der Grundlage der Kraft in Bewegungsrichtung erfolgte (s. Punkt 6.6.1.). Eine koordinierte Bewegungsausführung mit einem perturbationsfreien Kraftaufbau erlaubte somit eine genaue Beurteilung der während der Versuchsdurchführung erzielten Muskelaktivitäten. Die Veränderungen durch die Übungsphase und die damit verbundene Optimierung der Bewegung sind der Abbildung 37 zu entnehmen. Die Berechnung der Werte in Abb. 37 geschah auf der Grundlage der Versuche #1 bis #5 (Beginn) und #28 bis #32 (Ende) der Abbildung 34.

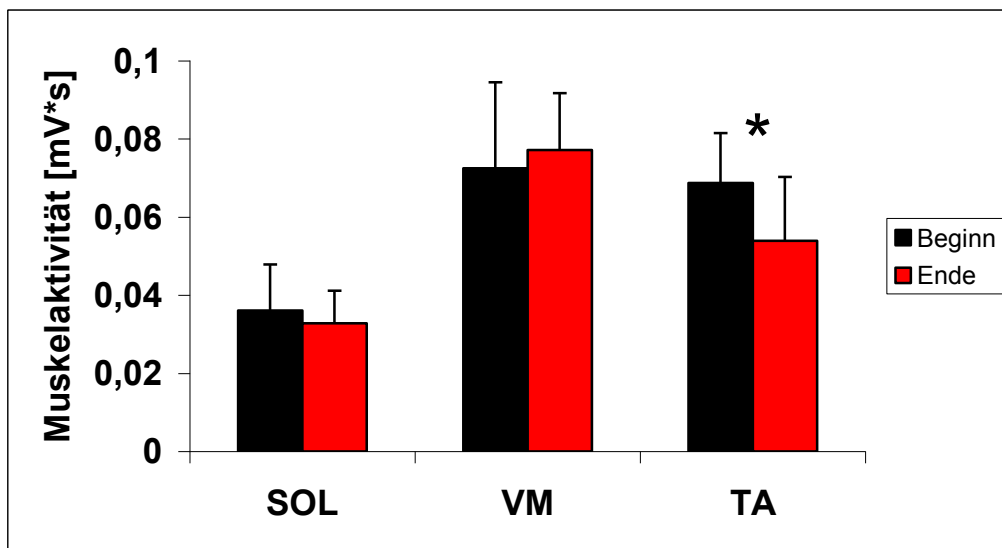


Abb. 37: Aktivitäten des M. vastus medialis (VM), M. soleus (SOL) und M. tibialis anterior (TA) zu Beginn (schwarz) und zum Ende (rot) der Lernphase. '*' kennzeichnet signifikante Unterschiede

Die Entwicklungen der maximalen Kraftspitzen der Kurven in Abbildung 38 zeigen einen klaren Trend. Die Verbesserung der Koordination bedingte ein besseres Vermögen, Kraft aufzubauen. Diese Fähigkeit ist durch eine optimierte Aktivierung der untersuchten Muskulatur zu erklären.

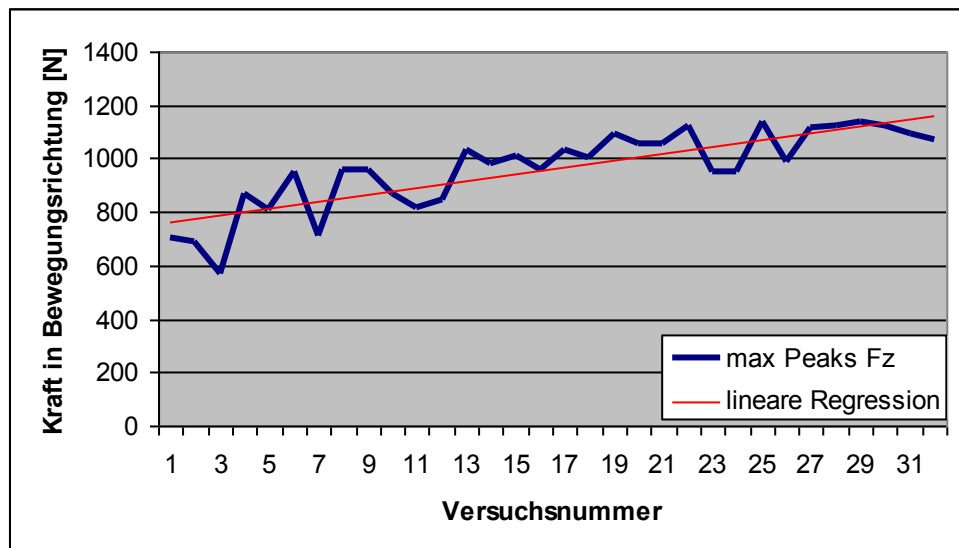


Abb. 38: Entwicklungen der maximalen Kraftspitzen in Abhängigkeit von der Versuchsnummer. Die Werte stammen von den in Abbildung 34 gezeigten Kraftverlaufskurven.

Die Einbeziehung dieser Übungsphase in den Versuchsablauf diente der Optimierung der Bewegung. Über die antizipatorische Vorwegnahme der sensorischen Konsequenzen sollte ein motorisches Lernen der Bewegung erreicht werden. Die oben gezeigten Ergebnisse dokumentieren diesen Prozess anhand der Messparameter dieser Untersuchung. Die Lernphase zielt in diesem Experiment auf eine im Sinne der Aufgabe verbesserte muskuläre Arbeitsweise (s. Veränderung der Muskelaktivitäten).

Der Lernprozess in diesen Versuchen wurde zusätzlich durch visuelles und auditives Feedback gefördert. Der Proband erhielt ein extrinsisches Feedback über jeden Versuch in Form einer subjektiven Einschätzung durch den Versuchsleiter und objektiv durch die aufgenommenen Messparameter (Kraftverlaufskurven).

6.7.1.3. Versuche mit Messdatenaufnahme

Die Versuche mit Messdatenaufnahme wurden unter einer Vorspannung von maximal 40 Newton der Kraft in Bewegungsrichtung begonnen. Dies sollte garantieren, dass nicht zuviel den Versuchen vorausgehende Stabilität im Sprunggelenk erzeugt werden konnte. Somit wurden einheitliche Ausgangsbedingungen zwischen den Probanden sichergestellt. Zusätzlich bedingte die Kontrolle der Vorspannung eine aktivere Stabilisierung durch die Muskulatur.

Die Abbildung 39 zeigt das Anzeigeinstrument für die Probanden während der Versuche und die kritischen Werte.

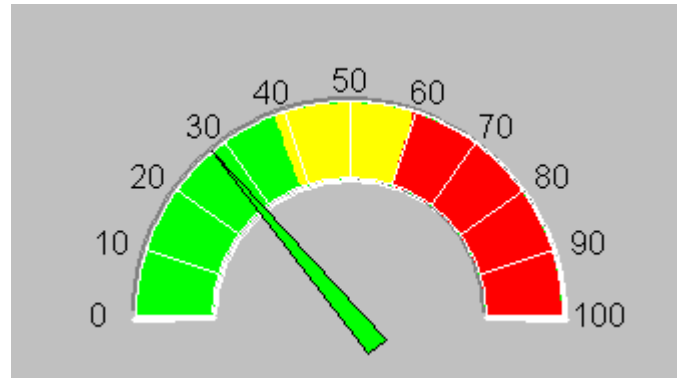


Abb. 39: Anzeigeinstrument für die Probanden zur Kontrolle des Grads der Vorspannung. Über 40 N galt als zuviel (gelber und roter Bereich). Unterhalb 40 N (grüner Bereich) galt als Zielvorgabe

Grün kennzeichnet den Zielbereich der Vorspannung. Der gelbe Bereich galt als Warnzone, der Proband wurde hier angehalten etwas weniger Spannung zu erzeugen. Rot galt als Zone mit zu viel Vorspannung. Funktionelle Relevanz erlangt dieses Kriterium, da unter Bedingungen erhöhter Vorspannung eine erhöhte Stabilität bei Inversion und Eversion besteht, was durch die artikuläre Oberfläche erreicht wird (Stormont et al., 1985).

Analog sollte keine Aktivität im M. soleus vorhanden sein. Ein online Monitoring der Aktivität stellte dies sicher. Um Einflüsse einer Postaktivierungsdepression auf den H-Reflex nach einem Versuch auszuschließen und um die Ermüdung zu reduzieren wurden zwischen den Versuchen Pausen von mindestens zehn Sekunden eingelegt.

6.7.2. Triggerpunkte für die Stimulation

Für die Bestimmung der Triggerpunkte zum Auslösen des Stimulationsreizes wurde keine direkte Umsetzung über die Zeit gewählt, sondern das Triggersignal über das Erreichen einer bestimmten Kraftschwelle der Fz-Kurve erzeugt. Eine Komparatorschaltung stellte die technische Lösung für den Auslöseimpuls dar. Durch die Wahl einer Referenzspannung, die der physikalischen Größe Kraft äquivalent ist, kann die Kraftschwelle genau vorgegeben werden. Referenzspannung und Sensorspannung (durch das Kistler-Element in der Kraftket-

te) werden verglichen. Bei Übereinstimmung erfolgt ein Triggerimpuls zur Stimulation.

Diese Vorgehensweise setzt einen vergleichbaren Kraftaufbau zwischen den Versuchen bei der Bewegungsumsetzung voraus. Es wurden nur Versuche gewertet, welche eine ähnliche zeitliche Komponente (s. Punkt 6.7.2.1.) besaßen. Da dieses Kriterium ausschlaggebend für die Annahme eines Versuches war, konnte mit der Triggerung nach der Kraft sichergestellt werden, dass sich die Probanden in einem gleichen relativen Stadium der Kraftentwicklung befanden. Die geforderte Konstanz in den Kraftkurven und das bereits erwähnte Kriterium der gleichen Zeitpunkte ermöglichte, dass bei allen Probanden gleiche Bedingungen herrschten. Die Triggerpunkte wurden auf dem ascendierenden Teil der Kraft-Zeit-Kurve gesetzt, um zu gewährleisten, dass sich der Proband im aktiven Prozess der Stabilisierung befand. Bruhn et al. (2002) verdeutlichten, dass insbesondere die Phase des Kraftanstiegs von der Qualität der intramuskulären Koordination geprägt ist. Abbildung 40 verdeutlicht die Vorgehensweise nochmals.

In diesen Versuchen wurde die Schwelle (Z1) bei 100 N bestimmt (rote Konstante in Abb. 40). Die Schwelle 2 (Z2) für die Triggerung lag bei 400 N⁵ (blaue Konstante). Waren diese Werte erreicht, wurde über die beschriebene Schaltung der Stimulator für entweder die periphere elektrische Stimulation oder die transkranielle magnetische Stimulation ausgelöst. Es wurde dabei immer nur zu einem Zeitpunkt eine Stimulation ausgeführt. Das so generierte Trigger-Signal wurde in den Daten gespeichert (s. Punkt 6.4.; s. Abb. 21).

⁵ Die Werte von 100 und 400 N galten nur für die Triggerung der Stimulationen. Zur Datenaufnahme wurde eine Triggerschwelle von 70 N verwandt, welche ausschließlich zum Zweck der Messdatenerfassung diente.

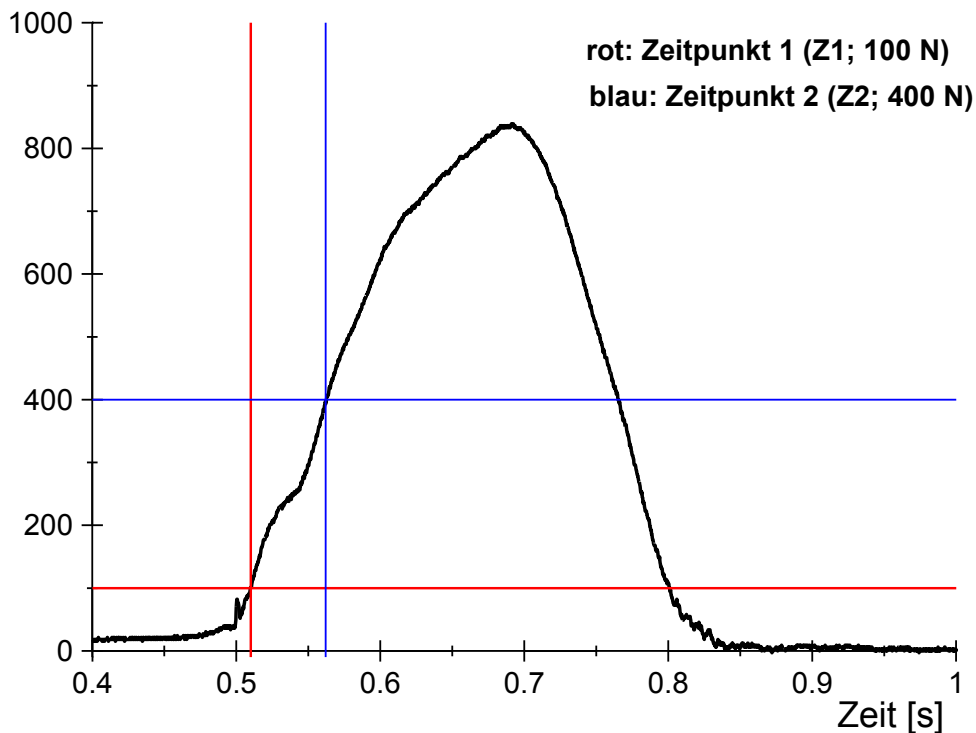


Abb. 40: Triggerpunkte; Die Triggerung umfasste zwei Punkte: 1) Triggerung entweder bei 100 N der Fz-Kraft (rote Konstante) oder bei 400 N der Fz-Kraft (blaue Konstante). Dar- gestellt ist ein Zeitausschnitt zur besseren Darstellung.

Die Zeiten vom Beginn der Bewegung bis zu der jeweiligen Kraftschwelle Gal- ten als Gütekriterium der Versuche. Durch diesen Parameter wurden die Be- dingungen mit 1 und 3 DoF unter Einbezug der interindividuellen Unterschiede zwischen den Probanden standardisiert.

Zusätzlich konnte der Proband über diesen Ansatz selbst bestimmen, wann er die Bewegung beginnt. Die Initiierung der Bewegung wurde so intrinsisch reali- siert. Der Vorteil hier liegt in der Möglichkeit einer selbstbestimmten Konzentra- tionsphase vor den Versuchen. Es konnte so eine ausreichende innere Einstel- lung zum Handeln aufgebaut werden, bevor die Bewegung umgesetzt wurde. Besonders bei 3 DoF waren lange Konzentrationsphasen bei den Probanden zu beobachten. Dieses Konzept steigerte das Vermögen der Probanden, die Be- wegung störungsfrei umzusetzen.

6.7.2.1. Gütekriterien für die Gültigkeit eines Versuchs

Während einer bestimmten Aufgabe koinzidiert ein höherer EMG-Level mit ei- ner höheren H-Reflex-Amplitude bzw. MEP-Amplitude, weil es zu einer Erhö-

hung der Erregbarkeit des Motoneuronenpools kommt (Pierrot-Deseilligny, 1997; Capaday, 1997). Dieses Kriterium galt als maßgebendes Charakteristikum eines Versuchs, da während der Untersuchungen die Amplitudengröße des H-Reflexes und der MEPs bei verschiedenen Aktivitäten gemessen wurde. Capaday (2004) erklärt dazu, dass bei angepassten Leveln der EMG-Aktivität der H-Reflex als Messung der Wirksamkeit der synaptischen Effektivität von Ia-Afferenzen zu den α -Motoneuronen genutzt werden kann. Zur Bestimmung der **Aktivität des M. Soleus** wurde ein Zeitfenster von 50 ms vor dem Stimulus betrachtet. Gleiches Vorgehen ist in Studien funktioneller Bewegungsabläufe gut dokumentiert (Devanne et al., 1997; Schubert et al., 1997; Capaday et al., 1999; Maeda et al., 2000). Alternativ finden sich jedoch auch kleinere Zeitfenster (20 ms: Taube et al., 2006; Taube et al., 2008; 30 ms: Izumi et al., 2000). Mit den Zeitfensterfunktionen wird indirekt die Varianz eines stochastischen Signals gemessen, die als einziger informationstragender Anteil des Signals berücksichtigt wird (Zschorlich, 1987, S. 86)⁶. Ein Reduktionsverfahren für derartige Analysen beinhaltet daher auch, dass die Reliabilität der Messungen mit kleineren Zeitfenstern abnimmt (ebd.). Um die Reliabilität möglichst groß zu halten, wurden die kürzeren Varianten nicht genutzt. Da eine kurze Bewegung durch den schnellen Kraftstoß als Grundlage dieser Untersuchungen gilt, erschien es auch nicht zweckmäßig, ein längeren Zeitausschnitt als die genutzten 50 ms zu wählen.

Für die Ermittlung der Aktivitäten wurde das EMG gefiltert, geschnitten, gleichgerichtet und geglättet. Für die Bestimmung der Aktivität wurde dann das Integral des EMGs berechnet (s. Punkt 6.6.1.). Abbildung 41 zeigt die Arbeitsschritte dieser Berechnung.

⁶ Die Variabilität innerhalb eines Probanden wurde bei einem Zeitfenster von 75 ms mit 15%, bei 20 ms mit 30% beziffert (Zschorlich 1987 mit Bezug auf Norman et al. 1978)

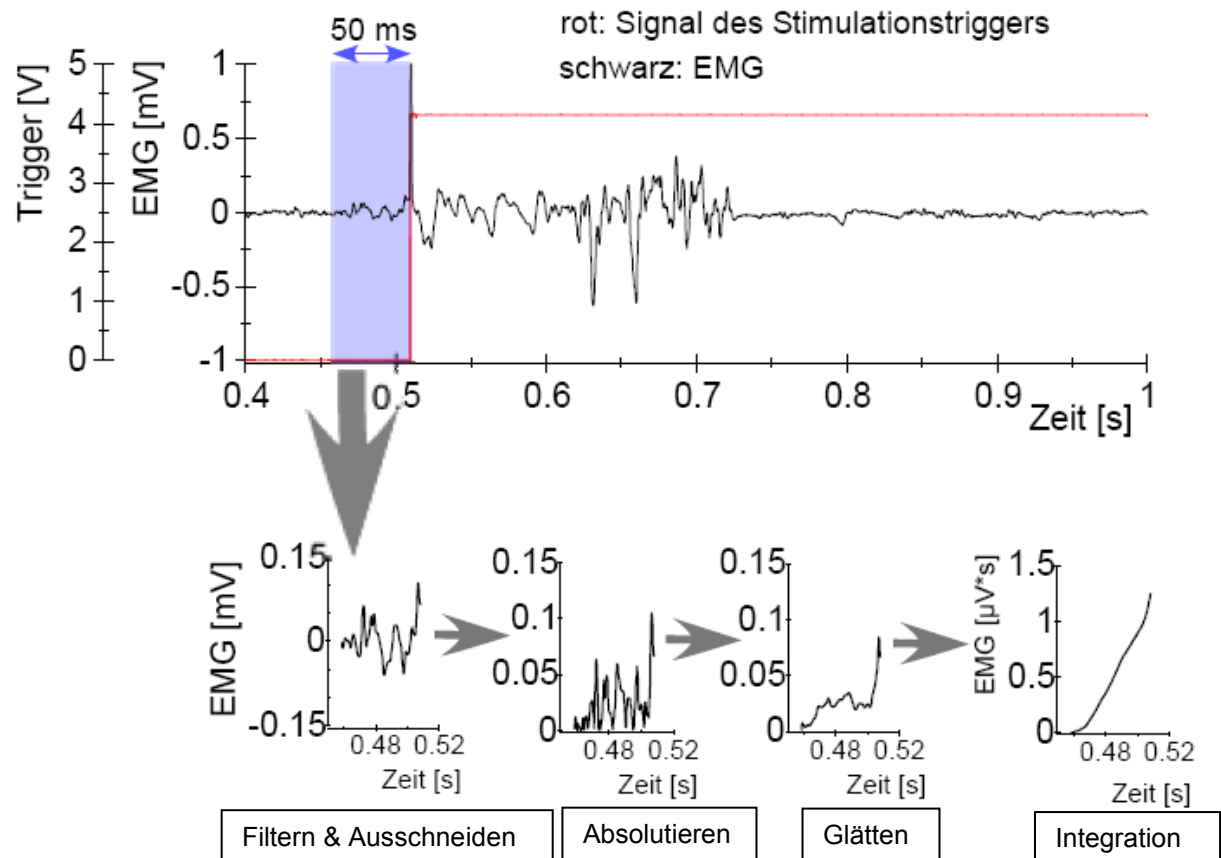


Abb. 41: Arbeitsschritte zur Bestimmung der Soleus-Aktivität 50 ms vor dem Triggersignal für den Testreiz. Zu beachten ist die Umrechnung in $\mu\text{V}\cdot\text{s}$ bei der Integration des Signals aus Darstellungsgründen.

Das Roh-EMG-Signal (oberes Diagramm in Abb. 41) wurde mit einem Butterworth-Bandpassfilter mit Filtergrad 2 bearbeitet. Der Bandpass umfasste eine untere Grenzfrequenz von 10 Hz und eine obere von 500 Hz. Das Signal wurde anschließend 50 ms vor dem Testreiz ausgeschnitten (hellblaues Areal in Abb. 41). Der Zeitpunkt wurde durch das Triggersignal, welches den Strom- und Magnetstimulator extern auslöst, bestimmt (rote Kurve in Abb. 41). Das gefilterte und geschnittene Signal wurde anschließend absolutiert und mit einer 20-Punkt-Nachbarschaftsglättung mit symmetrischer Verteilung bearbeitet. Das in dieser Form berechnete EMG wurde integriert und der Wert des Integrals zur Bestimmung der Aktivität vor der Stimulation herangezogen. Die Arbeitsschritte entsprechen exakt denen zur Berechnung der Aktivität während der Bewegungsumsetzung (mit Ausnahme des Zeitfensters; s. Punkt 6.6.1.).

Auch für die Bestimmung der **maximalen willkürlichen Kontraktion** (MVC; „maximal voluntary contraction“) wurde dieses Vorgehen gewählt. Dazu musste der Proband eine maximale Kontraktion des Soleus realisieren, welche über die Zeitfensterfunktion ausgewertet wurde. Der erhaltene Wert gilt als größte zu realisierende Aktivität und wurde in Bezug zu den Aktivitäten während der Schlitten- und Referenzversuche gesetzt.

Da aufgrund des unterschiedlichen koordinativen Verhaltens die Muskelaktivitäten während der Schlittenversuche zwischen den Probanden stark schwankten, wurden keine einheitlichen Grenzen definiert. Diese Vorgehensweise hat keinen Einfluss auf das Untersuchungsziel, da nur Vergleiche zwischen den Bedingungen und den Zeitpunkten vorgenommen wurden. Ein Vergleich zwischen einzelnen Probanden wurde nicht durchgeführt.

Alle Versuche begannen mit komplett entspannter Muskulatur. Dies wurde durch ein online Monitoring der aktuellen Aktivität sichergestellt (Auflösung $\pm 0,1$ mV). Ein Kriterium für die Annahme eines Versuchs war die **Zeit bis zum Erreichen des Triggerpunktes**. Dieses Kriterium soll garantieren, dass die Bewegungsumsetzung standardisiert durchgeführt wurde, sodass die beobachteten neuronalen Veränderungen nicht auf die Ausführung selbst zurückzuführen sind. Der Beginn der Bewegung definierte sich als erster Ansatz der Aktivität im M. vastus medialis. Bei Betrachtung der untersuchten Muskulatur (M. soleus, M. vastus medialis & M. tibialis anterior) zeigte sich dieser Muskel als zeitlich zuerst aktiv, was darin begründet liegt, dass der Muskel als Extensor des Kniegelenks an der Bewegungsinitiierung beteiligt ist (Wübbenhorst & Zschorlich 2011). Seine Aktivität kennzeichnet daher den Beginn der Bewegung bei diesen Untersuchungen.

In Tabelle 6 sind Zeiten vom ersten Ansatz der Muskelaktivität im vastus medialis bis zum Zeitpunkt des Triggersignals zum Auslösen des Testimpulses in Abhängigkeit von der Kraft zu sehen.

Tabelle 6: Zeiten vom Ansatz der Muskelaktivität im vastus medialis bis zum Triggersignal für den Testimpuls (gemittelte Werte aus 10 Versuchen).

in ms	100 N		400N	
1 DoF	60,4	±6,9	117,2	±11,9
3 DoF	60,3	±7,2	118,2	±11,1
p _{1-3 DoF}	0,942		0,504	

Über die Annahme eines Versuches im Vergleich der Bedingungen entschieden die Werte des Zeitpunktes einer Bedingung. Beispiel: Wurde bei 1 DoF Z1 (s. Tabelle 6) ein Wert von 65 ms erreicht, musste dieser Wert auch bei 3 DoF Z1 erreicht werden, um eine möglichst gleiche Bewegungsgeschwindigkeit sicher zu stellen. Als Toleranzgrenze galt $\pm 5\%$ des erreichten Wertes. Analoges Vorgehen wurde für Z2 im Vergleich der Bedingungen gewählt. In den Versuchen zeigte sich, dass dieses Kriterium jedoch selten herangezogen werden musste. War die Bewegung einmal erlernt, bestanden in der Regel keine Probleme dieses Kriterium zu erfüllen.

Die Abbildung 42 zeigt die Berechnungsgrundlage der in Tabelle 6 angegebenen Werte. Ausgehend vom gefilterten (Butterworth; 2. Ordnung; Bandpass 10-500 Hz), gleichgerichteten und geglätteten EMG-Signal des M. vastus medialis wurde die zeitliche Differenz vom ersten positiven Potentialabgang im EMG bis zum Erreichen des Triggersignals bestimmt (schwarzer Doppelpfeil in Abb. 42)

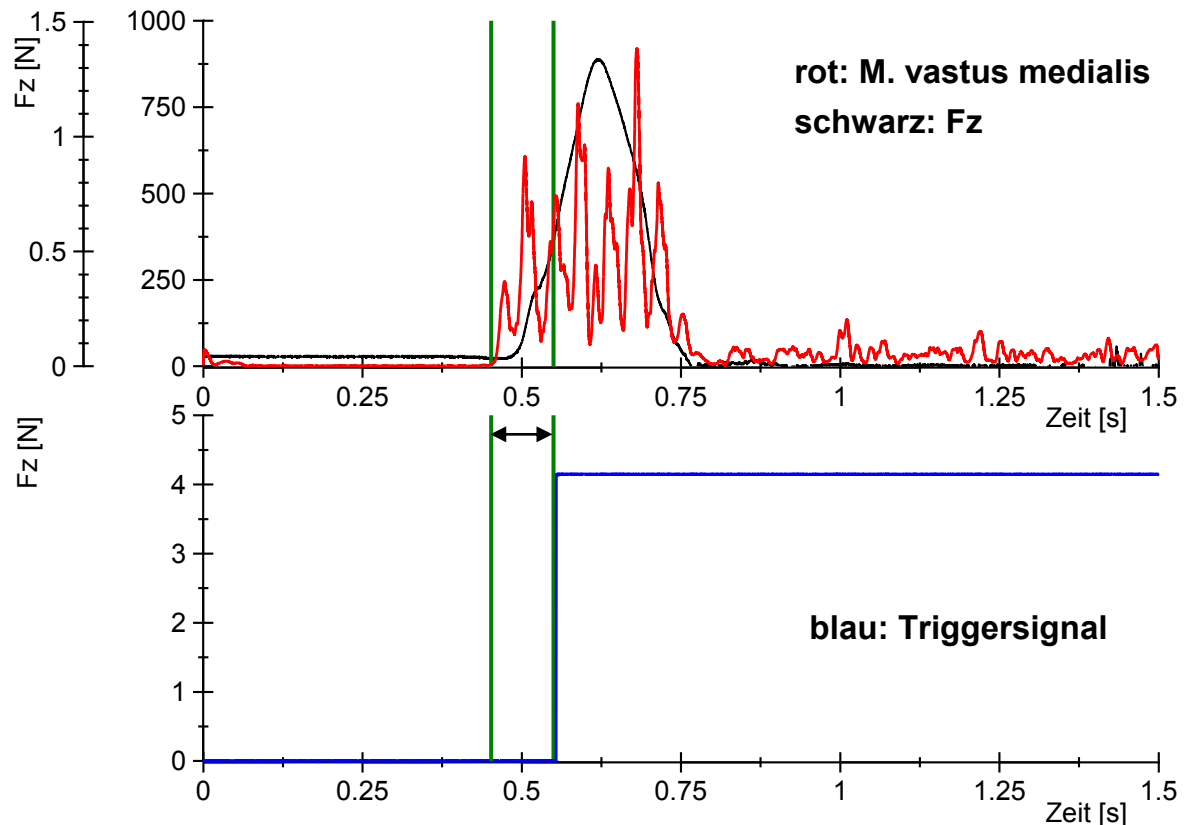


Abb. 42: Muskelaktivität des vastus medialis bei einem Versuch am Schlitten (1 DoF und 400 N). Die blauen Linien kennzeichnen Ansatz der Aktivität im vastus (erste grüne Konstante) und einsetzen des Triggersignals (blaue Kurve) zu einer bestimmten Kraft (schwarze Kurve). Der schwarze Doppelpfeil zeigt die Grundlage der ermittelten zeitlichen Differenzen aus Tabelle 6.

Über dieses Vorgehen war es zudem möglich, einen Startzeitpunkt für die Bewegung zu erzeugen, **ohne** dass ein akustisches oder visuelles Signal benötigt wurde. Somit blieb die beabsichtigte Natur der Aufgabe, einen **willkürlichen** Kraftstoß zu erzeugen (bedeutet auch willkürlich initiiert), erhalten.

Die Relevanz dieses Kriteriums erklärte sich zusätzlich daraus, dass die elektrophysiologischen Messparameter dieser Studie (H-Reflex und MEP) durchaus geschwindigkeitssensitiv reagieren. Wie unter Punkt 3.4. dargestellt können solche Effekte u.a. durch Entladungsfrequenzmodulationen kortikaler Neurone induziert werden (Nielsen & Petersen 1995).

Es muss nochmals darauf hingewiesen werden, dass die Zeit bis zum Erreichen des Triggers **einzig** der Standardisierung der Bewegung im Vergleich der Freiheitsgrade galt! Da viele Studien, die Stimulationsprotokolle nutzen, nach Bewegungsansatz die Zeit bis zum Erreichen eines muskulären Ereignisses bestimmen, um auf physiologische Parameter zu reflektieren (z. B. Taube et al., 2006), muss diesbezüglich eine Abgrenzung zum Vorgehen in dieser Untersuchung gezogen werden.

Ein weiteres Kriterium war, dass die **M-Welle in einem Bereich von 5-20% der maximalen M-Welle** (Mmax) lag. Die maximale M-Welle wurde zuvor durch eine Rekrutierungskurve bestimmt (s. Punkt 6.8.) Dieses Kriterium soll die Stimulationskonstanz gewährleisten. Das gewählte Intervall des Prozentsatzes (5 bis 20 %) beschreibt dabei, dass durch die Stimulation immer derselbe relative Anteil des durch Mmax repräsentierten maximal erregbaren Motoneuronenpools angesprochen wird (Palmieri et al., 2004). Dieses Kriterium zeigte sich ebenfalls als relativ konstant und führte nur zu wenigen Verwerfungen. Bei einigen Probanden war jedoch notwendig, dass die Stimulationsintensität am Stimulator zu verändern, um dieses Kriterium zu gewährleisten.

Letztes Kriterium war die „**Geradlinigkeit**“ des **Kraftaufbaus**. War ein deutlicher Abfall in den Kurven der Kraft in Bewegungsrichtung (Fz) zu sehen, wurde der Versuch ebenfalls verworfen. Als Vergleichsgrundlage diente dazu die Kurve bei den Versuchen des Lernprozesses, welche die bestmögliche Versuchsumsetzung bedingte (#32 in Abb. 34 & 35). Dies garantierte, dass individuell unveränderliche Muster der Bewegungsumsetzung berücksichtigt wurden.

Die Abbildung 43 fasst nochmals alle Gütekriterien für die Annahme eines Versuchs zusammen.

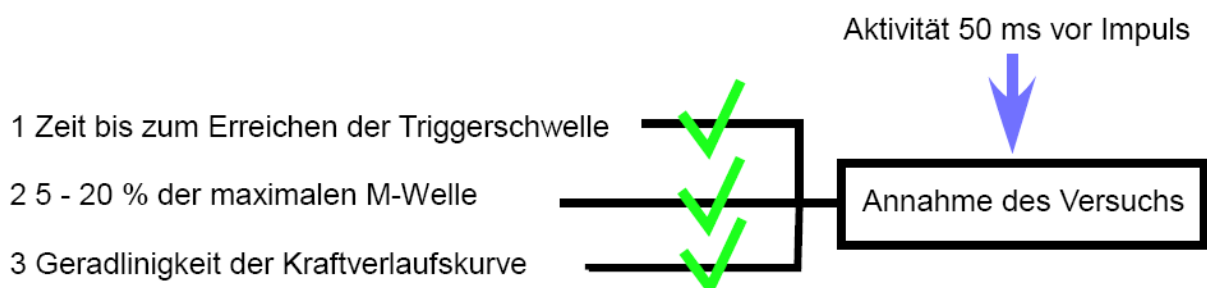


Abb. 43: Gütekriterien für die Gültigkeit eines Versuchs. Waren alle erfüllt, wurde der Versuch angenommen

6.8. H-Reflex

Die periphere elektrische Stimulation erfolgte am Tibialisnerv in der Fossa poplitea in der Kniekehle. Der so evozierte H-Reflex wurde über das EMG am M. Soleus registriert. Für die Stimulation kam ein Gerät der Firma Digitimer Modell DS3 (Hertfordshire, England) mit Konstantstrom zur Anwendung.

Der Reiz wurde durch einen Rechteckimpuls mit einer Dauer von 1 ms am Tibialisnerv ausgelöst. Kürzere Aufstrichzeiten des Impulses sind an dieser Stelle nicht verwendet worden, da sich die Chronaxie⁷ der Ia-Afferenzen von der der motorischen Axone unterscheidet. Längere Stimuli (1 ms) erregen die Ia-Afferenzen mit einer geringeren Rheobase⁸ (Panizza et al., 1992). Dies ist dadurch zu erklären, dass der Durchmesser der Ia-afferenten Fasern größer als der der motorischen Axone ist. McNeal (1976) erklärte an einem Model der elektrischen Stimulation, dass die Schwelle invers mit dem Faserdurchmesser für eine bestimmte Impulsdauer variiert. Längere Stimuli mit einer Dauer um 1 ms sind demnach für die Aktivierung der Ia-Afferenzen, welche den H-Reflex auslösen, besser geeignet (Panizza et al., 1989). Für die Stimulation wurde ein unipolares Setup mit der Kathode über dem Nerv und der Anode über der Patella gewählt (Palmieri et al., 2004). Vorteile dieser Art der Stimulation sind geringe Schwellen und damit verbunden geringere Schmerzen bei der Stimulation sowie eine Reduktion der Stimulus-Artefakte (ebd.). Die verwendete Kathode war eine Ag-AgCl-Elektrode mit haftendem Hydrogel mit einer Größe von 20 mal 25 mm (Spes Medica, Italien). Die Anode war eine runde Ag-AgCl-Elektrode mit einem Durchmesser von 2,5 cm.

Für die Bestimmung der Position des Nervens saß der Proband auf dem Sitz des Schlittens mit gleichem Gelenkwinkel des Knies und des Fußgelenks des untersuchten Beins wie bei den späteren Schlittenversuchen (90°) (Palmieri et al., 2004). Die Bestimmung der Nervposition erfolgte mittels einer Stiftelektrode. Die optimale Position wurde anhand der größten Amplitude des H-Reflexes bei gleich bleibender Stimulationsintensität (diese war probandenabhängig) bestimmt. Die Arme waren locker vor dem Körper verschränkt. Da die Schlitten-

⁷ Chronaxie: minimale Zeitintervall, welches benötigt wird, damit ein Strom eine Muskelkontraktion auslösen kann

⁸ Rheobase: minimale Stärke eines elektrischen Stimulus die benötigt wird, um eine Erregung des Gewebes zu bewirken

versuche selbst dynamisch sind, ist von geringen Veränderungen der Distanz zwischen Nerv und Elektrode durch die Bewegung auszugehen. Um diese Effekte zu minimieren wurde die über dem Nerv applizierte Elektrode zusätzlich mit einem eng sitzenden Fixierband um das Knie versehen. Damit wurde der relative Abstand der Kathode zum subkutan liegenden Tibialisnerv verringert und eine höhere Stimulationskonstanz geschaffen. Um eventuelle Effekte einer Postaktivierungsdepression zu reduzieren bzw. auszuschließen, wurden die Stimuli mit einer Frequenz von maximal 0,1 Hz gegeben (ebd.).

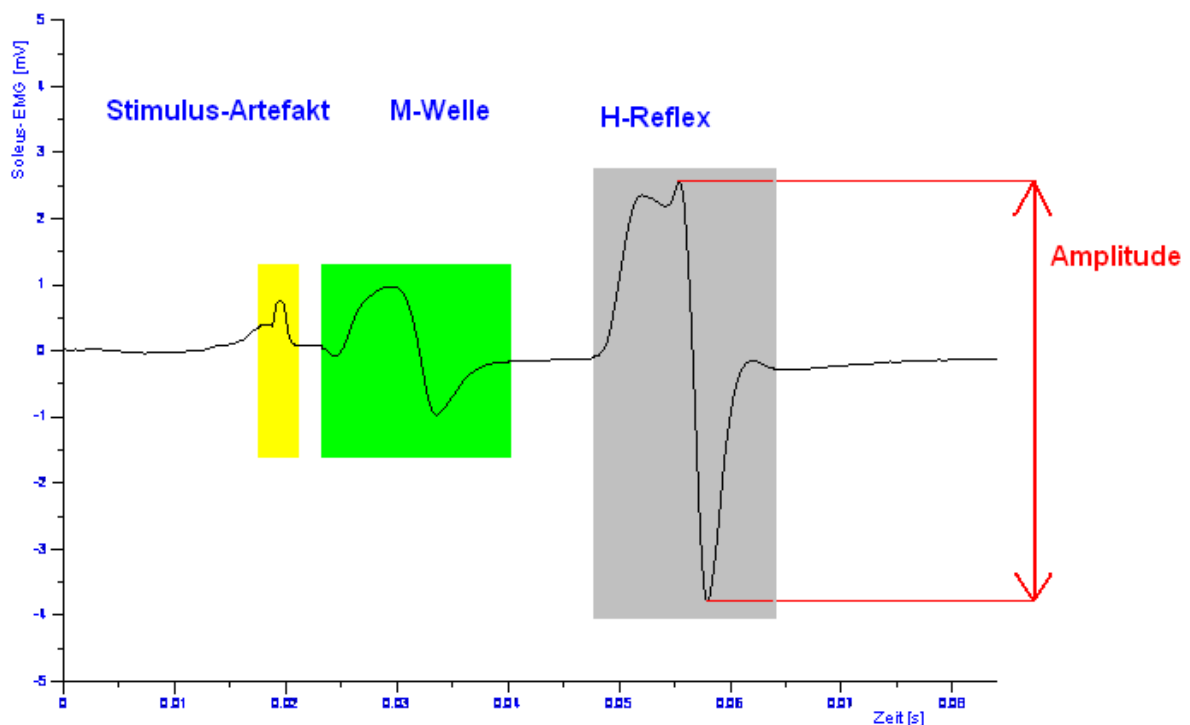


Abb. 44: Bestimmung der Amplitude aus dem Roh-EMG des M. Soleus. Dargestellt sind die verschiedenen Komponenten des H-Reflexes. Gelb: Stimulus Artefakt im EMG; Grün: M-Welle; Grau: Hoffmann Reflex. Die Amplitude (rot) wurde aus der Differenz des maximalen positiven und des maximalen negativen Peaks bestimmt.

Die Größen der H- und M-Wellen wurden aus der Amplitude des Roh-EMGs bestimmt (s. Abb. 44).

Um während der Experimente die neuronalen Effekte (segmentale und supraspinale Modulationen) von den peripheren (Muskelstruktur, Veränderungen der Muskellänge, Desynchronisation der Potentiale, Volumenänderungen der Fasern) zu unterscheiden, galt die M-Welle während der Versuche als Kontrolle der Stimulationsstärke (Capaday & Stein, 1986; Gerilovsky et al., 1989).

Die M-Welle wurde durch die Rekrutierungskurve bestimmt, welche durch Erhöhung der Intensität in Schritten von 1 mA ermittelt wurde.

Da die M-Welle vom Gelenkwinkel und vom Grad der Aktivierung abhängig ist (Frigon et al., 2007), wurde bei der Ermittlung der Rekrutierungskurve auf beide Parameter geachtet. Der Kniegelenkwinkel, als auch der Fußgelenkwinkel entsprachen der Ausgangsposition der Schlittenversuche. Während der Aufnahme der Rekrutierungskurve wurde durch ein Monitoring der Soleus-Aktivität mit hoher Auflösung (beobachteter Amplitudenbereich -0.1 bis 0.1 mV) sichergestellt, dass keine Aktivität vorherrschte.

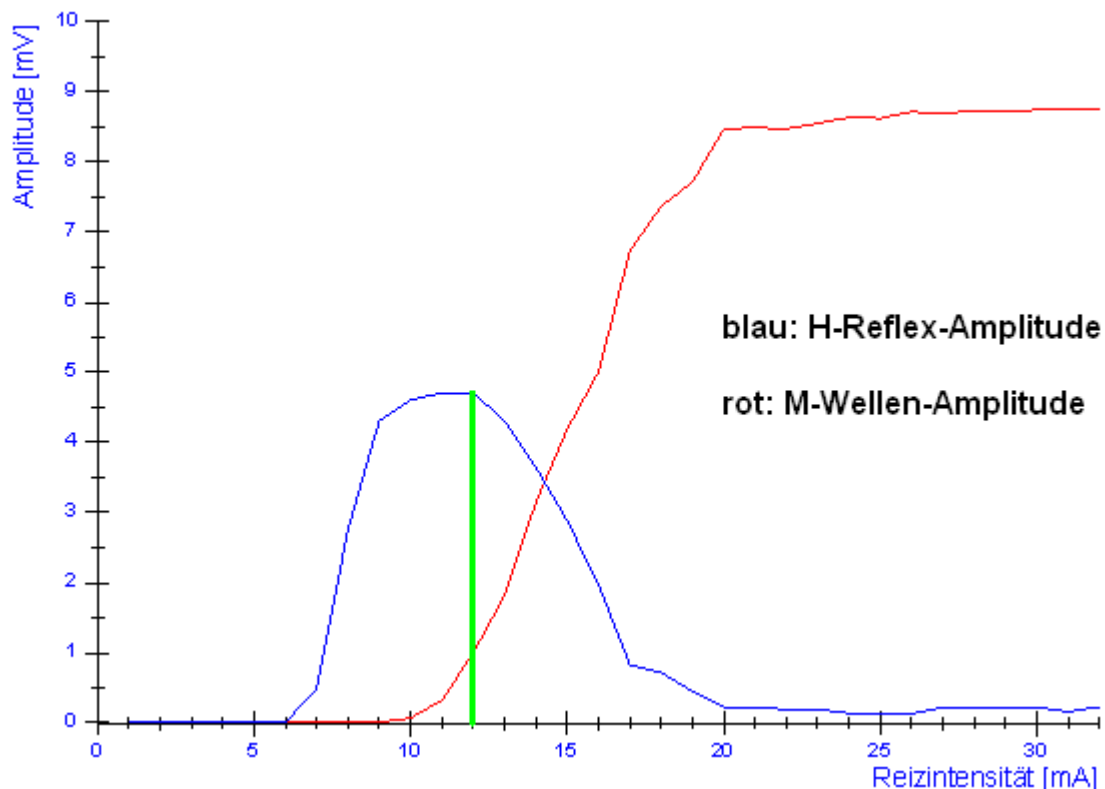


Abb. 45: Beispiel einer Rekrutierungskurve. Die Intensität wurde mit einer Schrittweite von 1 mA gesteigert. Der grüne Balken zeigt die maximale Amplitude des H-Reflexes bei 12 mA. Für den Test wurden bei diesem Probanden nur Intensitäten kleiner oder gleich 12 mA genutzt. Der Abfall bei höheren Intensitäten entsteht durch antidrome Kollision (s. Text). Die rote Kurve der M-Wellenamplitude erreicht ein Plateau ab 20 mA.

Anhand der Rekrutierungskurve wurde der Stimulationsbereich festgelegt. Dabei waren für die Evozierung des H-Reflexes während der Versuche am Schlitten nur Intensitäten auf der aufsteigenden Flanke der Rekrutierungskurve zulässig (Palmieri et al., 2004).

Die abfallende Kurve des H-Reflexes nach Erreichen des Maximalwertes wird durch den Effekt der antidromen Kollision erzeugt. Antidrome Aktivität ist ein Volley elektrischer Aktivität (evoziert durch den Stromimpuls), der in die falsche Richtung in den motorischen Axonen läuft. Dieses rückwärtsgerichtete Signal

bewegt sich entlang des motorischen Axons in Richtung der Wirbelsäule und kollidiert mit dem reflektorischen orthodromen Volley (Reflex). Das orthodrome Potential wurde durch das sensorische Axon geleitet, und hat die spinalen Motoneurone bereits passiert. Wenn Größe und Geschwindigkeit der beiden Potentiale sich annähern (durch Veränderung der Reizintensität), wird der H-Reflex zunehmend mehr unterdrückt. Ist der antidrome Volley kleiner als der orthodrome, ist noch ein H-Reflex sichtbar. Sind die Verhältnisse umgekehrt, ist kein Reflex im EMG mehr sichtbar (ebd.).

6.9. magnetische Stimulation

Für die magnetische Stimulation wurde ein MagPro R 100 Stimulator der Firma MagVenture (Dänemark) verwendet. Für die Stimulation kamen biphasische Einzelimpulse mit einer Dauer von 280 μ s zur Anwendung. Die verwendete Reizspule war eine Achterspule (DB-80 der Firma MagVenture) mit einem Durchmesser der Windungen von 2x 8 cm. Die Spule erlaubt eine gute Fokalität bei der Stimulation. Die gute Fokalität ist durch das Superpositionsprinzip magnetischer Felder möglich. Dieses besagt, dass bei sich überlagernden Feldern die Vektorkomponenten der Feldstärke einfach addiert werden können (Weyh & Siebner, 2007).

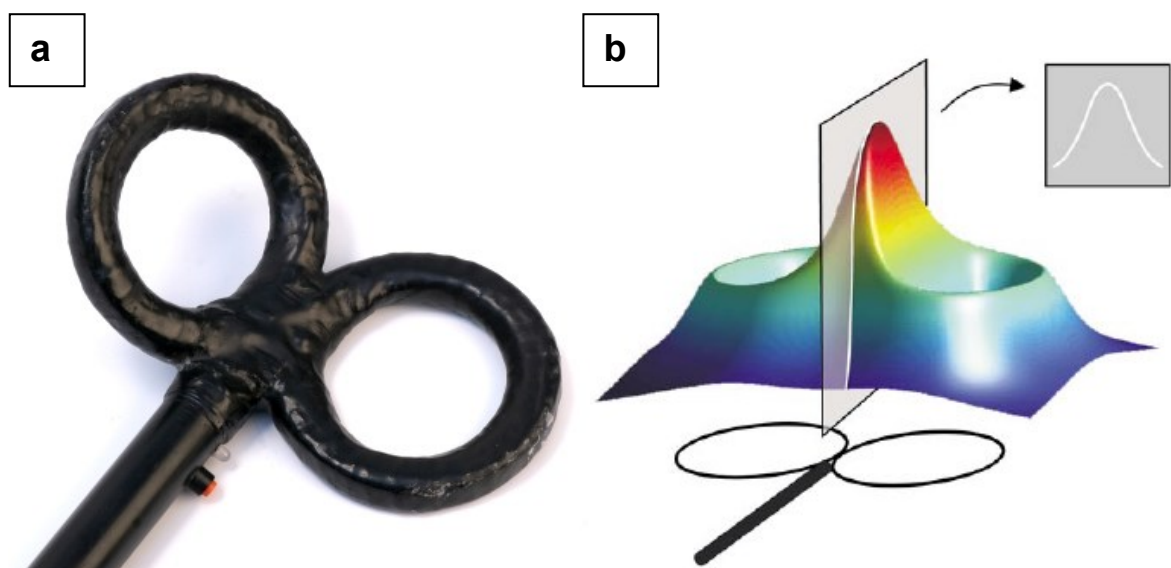


Abb. 46: a) verwendete Reizspule (MagVenture DB-80); b) Superpositionsprinzip des induzierten Feldes (Thielscher und Kammer, 2002)

Die Positionierung der Spule auf dem Kopf erfolgte anhand eines Koordinatensystems, welches ausgehend vom Vertex in Schritten von einem Zentimeter nach jeweils lateral und anterior über der zum Muskel kontralateralen Hemisphäre (Mortiffee et al., 1994) auf die Kopfhaut gezeichnet wurde. Mittels dieses Koordinatensystems wurde ein Mapping der kortikalen Muskelrepräsentationen vorgenommen. Anhand des 10-20 Systems für Elektrodenpositionen auf dem Kopf wurde zunächst der Vertex (Position Cz in Abb. 47) individuell für die Probanden bestimmt.

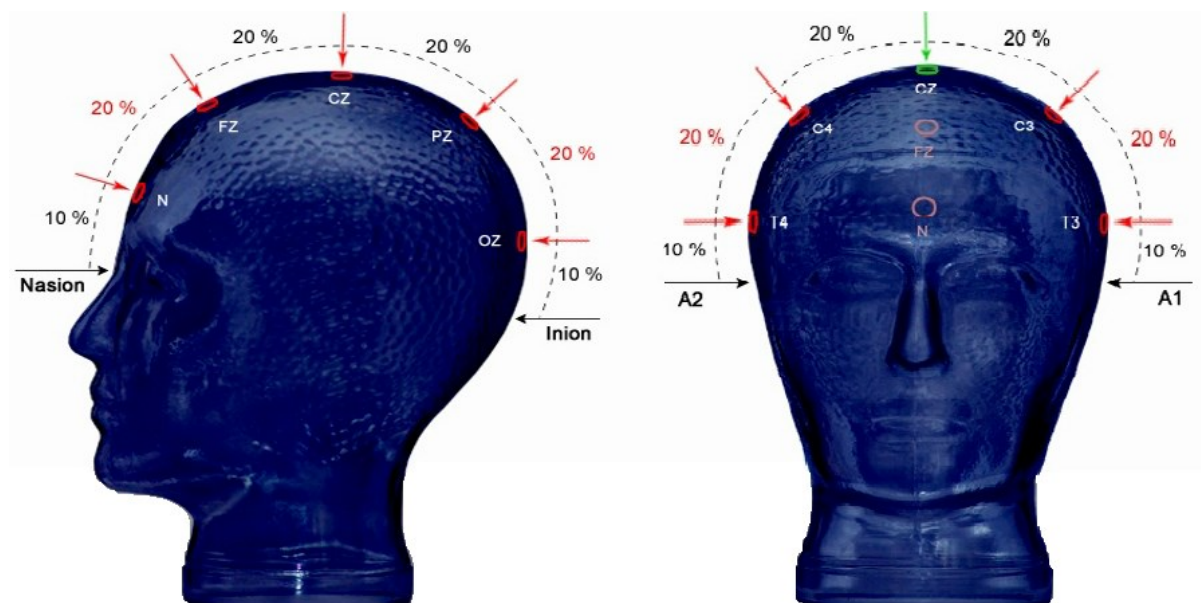


Abb. 47: 10-20 System der Elektrodenplatzierung

Die Position Cz ergab sich dabei aus der Hälfte der Distanz zwischen Nasion und Inion sowie der Hälfte der Distanz der beiden präaurikulären Punkte A1 und A2. Die Punkte wurden durch Ertasten der knöchernen Strukturen ermittelt. Unter Beachtung der Neuroanatomie zeigt der superiore Sulcus centralis von Proband zu Proband starke interindividuelle Unterschiede (Steinmetz et al., 1989, S. Abb. 48a).

Der primäre motorische Kortex als neuronale Zielstruktur der magnetischen Stimulation befindet sich präfrontal zum Sulcus centralis. Das Mapping der untersuchten Muskulatur anhand des Koordinatensystems berücksichtigt dies (s. Abb. 48b).

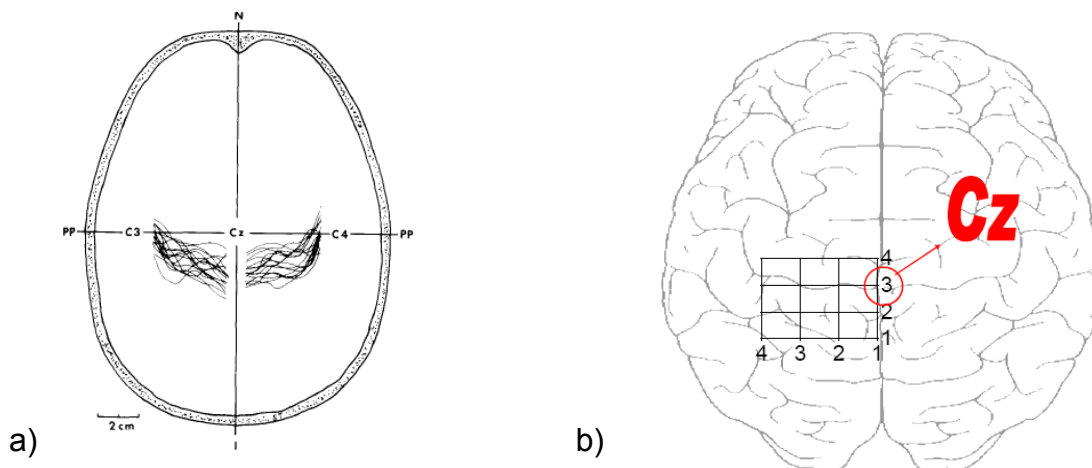


Abb. 48 a) absolute Variationen des superioren sulcus centralis in Relation zu Cz (Steinmetz et al., 1989) b) Koordinatensystem unter Berücksichtigung der Neuroanatomie

Um dem Problem des „Undersampling“ kortikaler Maps zu entgehen, erwies sich eine Schrittweite von 1cm als vertretbar für die topographische Bestimmung der Muskelrepräsentationen (Brasil-Neto et al., 1992). Die in diesen Versuchen erfasste Neuromatrix bestand aus 16 Einzelpunkten, welche sich aus vier nach posterior–anterior und vier nach lateral laufenden Punkten zusammensetzt (Abb. 48b). Capaday (1997) erklärt, dass:

„manual fixation against a reference grid marked on the scalp is the simplest and most convenient way to maintain the position of the stimulating coil on the head.“

Der optimale Reizort entspricht dem Ort der größten Dichte an kortikospinalen Verbindungen (Kaelin-Lang, 2007). Dieser wurde für den M. soleus bestimmt und galt auch für die Ableitung der MEPs des M. tibialis anterior. Ausschlaggebend waren die Amplituden der MEPs, welche mit überschwelliger Intensität (90% Stimulatorleistung) evoziert wurden. An jedem Punkt des Koordinatensystems wurden drei Impulse mit 0,2 Hz gegeben und über das EMG am jeweiligen Muskel registriert. Da ein Intertrain-Intervall von 5 Sekunden keine Fazilitationserscheinungen bedingt (Chen et al., 1997 a) sind mögliche Effekte durch die Stimulationsfrequenz auszuschließen. Die drei resultierenden MEP-Amplituden des jeweiligen Punktes wurden anschließend gemittelt und anhand dieser Werte das Center of gravity (COG) berechnet. Das COG wurde definiert als das amplitudengewichtete Zentrum des Erregbarkeitsgebietes des Muskels (Butler et al., 2005, Wassermann et al., 1992; Wolf et al., 2004).

Die Berechnung der Koordinaten für das COG stellt sich wie folgt dar:

Formel 1: x-Koordinate: $\sum x * \frac{A}{MWS}$

Formel 2: y-Koordinate: $\sum y * \frac{A}{MWS}$

Zur Ermittlung der COG-Koordinaten wurde die gemittelte Amplitude jedes Punktes (A in Formel 1 und 2) durch die Messwertesumme (MWS) aller Punkte geteilt. Das Ergebnis ist das Volumen der Map, welches addiert eins ergeben muss. Für die x-Koordinate des COG wird dann der jeweilige x-Wert des Punktes mit dem dazugehörigen Volumenwert multipliziert und anschließend aufaddiert. Für die y-Koordinate galt ein analoges Vorgehen (Wassermann et al., 1992).

Die entstandene zweidimensionale Matrix (beginnend bei Punkt 1-1) zeigt die Repräsentation eines spezifischen Muskels im primären motorischen Kortex (Abb. 49).

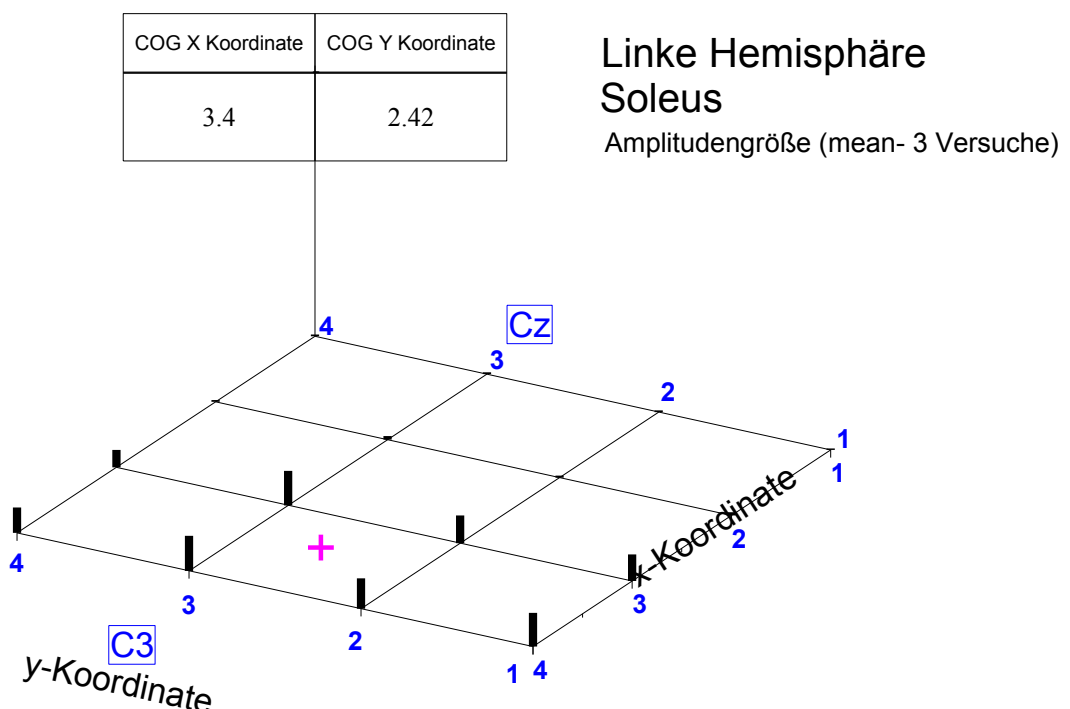


Abb. 49: Beispiel des Mappings des M. soleus mit amplitudengewichtetem COG (violette Kreuz).

Auf der Grundlage des COG des M. soleus wurde der gemeinsame Stimulationspunkt für die untersuchten Muskeln festgelegt. Der so entstandene Punkt

stellt das amplitudengewichtete Zentrum des M. soleus dar. Die Stimulation des Punktes zeigte jedoch deutlich messbare MEPs in allen Muskeln. Der M. soleus wurde als Zielmuskel gewählt, da auch die elektrische Stimulation an diesem Muskel durchgeführt wurde. Zusätzlich ist dieser Muskel am schwersten zu stimulieren und zeigt die geringsten Amplituden (Brouwer & Ashby, 1992) im Vergleich der beobachteten Muskeln, was eine Fokussierung auf diesen Muskel notwendig machte.

Die Ausrichtung der Spule erfolgte in einem Winkel von 45-60° in Bezug zur sagittalen Mittellinie (Cz-C3). Diese Orientierung zeigte sich am besten für die Stimulation mit magnetischen Doppelspulen (Mills et al., 1992; Guggisberg et al., 2001). Diese Ausrichtung der Spule bedingt einen optimalen Stromfluss im neuronalen Gewebe. Es ist anzunehmen, dass speziell die horizontal im Kortex verlaufenden Fasern erregt werden (Mills et al., 1992). Um optimale Stimulationsbedingungen zu erzielen, wurde die Schmetterlingsspule parallel zum Kopf in der horizontalen Ebene ausgerichtet, unter Berücksichtigung der Schädelkrümmung (Maccabee et al., 1990).

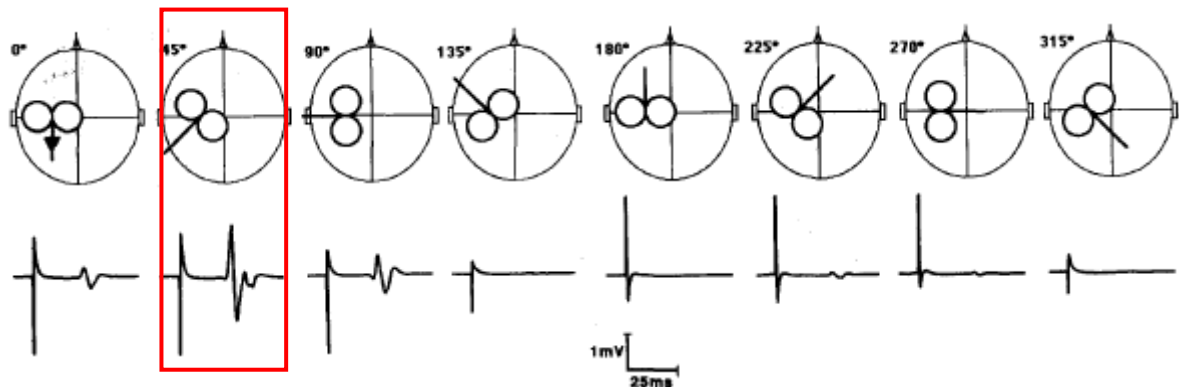


Abb. 50: verschiedene Spulenorientierungen und resultierende MEPs des FDI-Muskels (Mills et al., 1992). Mit dem roten Quadrat gekennzeichnet ist die in den Versuchen gewählte Spulenausrichtung.

Bei den Versuchen am Schlitten wurde am amplitudengewichteten Zentrum des M. soleus stimuliert. Als Triggersignal für den kortikalen Schock diente eine vorher definierte Kraftschwelle (s. Punkt 6.7.2.).

Die motorisch evozierten Potentiale wurden vom Roh-EMG-Signal abgeleitet. Kaelin-Lang (2007) erklärte dazu, dass Frequenzspektren des EMG-Signals nicht gefiltert werden, da dieses zu einer Verformung des Potentials führt. Eine

Bestimmung der Amplitude erfolgte wie beim H-Reflex durch die Spitze-zu-Spitze-Differenz.

Für die Bestimmung der kortikalen postexzitatorischen Innervationsstille (silent Period) wurde die Differenzzeit zwischen dem Zeitpunkt der Stimulation (als Artefakt im EMG sichtbar) und dem ersten Neuansatz der Muskelaktivität nach der Innervationpause bestimmt (Triggs et al., 1993; Eichhammer et al., 2005). Viele Studien nutzen die Differenz des ersten Ansatzes des MEPs bis zum erneuten Ansatz des EMGs zur Bestimmung der SP (z.B. Ziemann et al., 1993; Orth und Rothwell, 2004; Fritz et al., 1997). Da jedoch der Ansatz des MEPs nicht immer klar vom Hintergrund-EMG unterscheidbar ist (Triggs et al., 1993), wurde in dieser Untersuchung die Bestimmung anhand des Stimulusartefaktes vorgenommen.

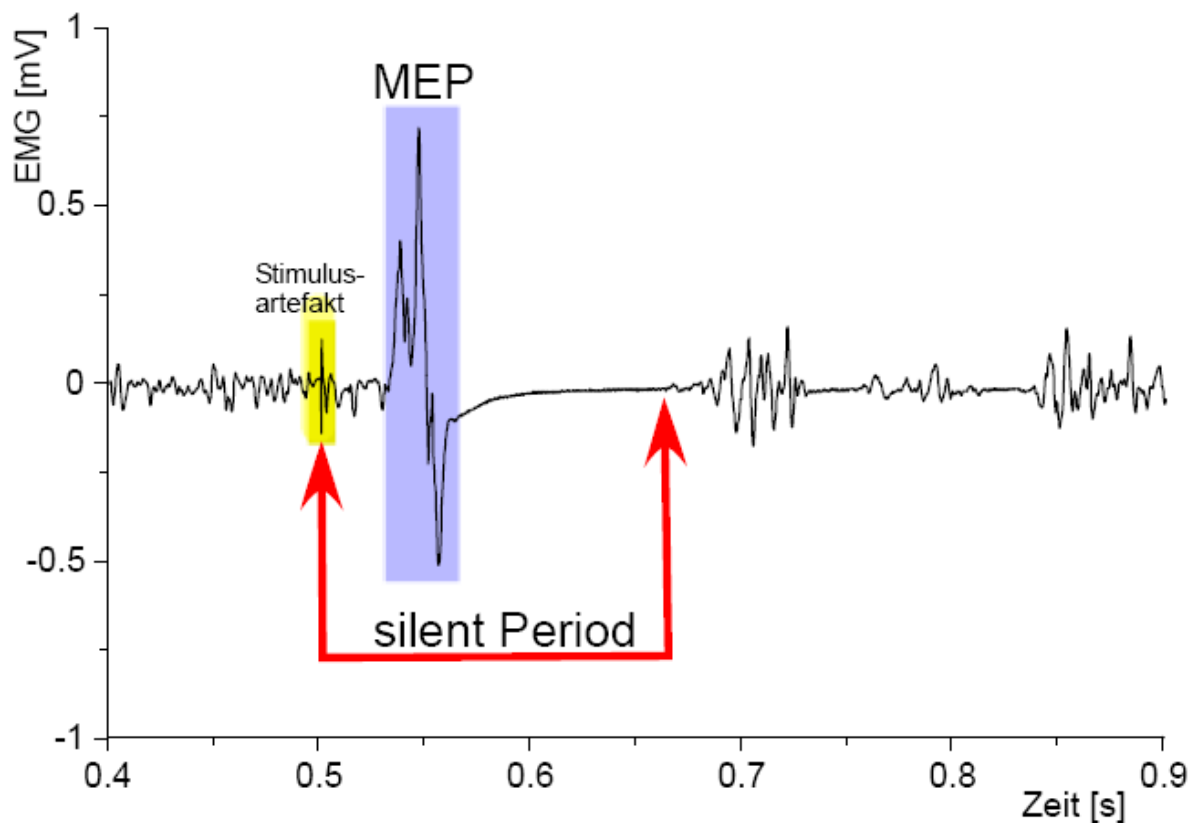


Abb. 51: Bestimmung der TMS-relevanten Parameter im EMG

Da interindividuelle Unterschiede in der Erregbarkeit zwischen den Probanden bestehen, ist ein Schwellenkonzept hilfreich, um individuelle und vergleichbare Reizintensitäten festlegen zu können (Kammer et al., 2001). Eine Schwelle repräsentiert den minimalen Level eines Stimulus, der benötigt wird, um eine definierte Antwort im Muskel zu erzeugen. Die motorische Schwelle gilt als Reflek-

tion der Membranerregbarkeit kortikospinaler Neurone, der Erregbarkeit von Motoneuronen auf spinaler Ebene, neuromuskulärer Verbindungen und den Muskeln (Awiszus, 2003). Als Stimulus-Standardisierung besitzt die Schwellenbestimmung eine wichtige Funktion in der Arbeit mit transkranieller Magnetstimulation (ebd.). Ein TMS-induziertes Ereignis besitzt je nach der Art (z.B. Muskelzuckung, Phosphene) und den bestehenden Bedingungen eine individuelle Schwelle. Für die MEPs fungiert die Schwelle als objektives Entscheidungskriterium, da unterhalb der Schwelle keine Änderungen im EMG zu registrieren sind, während oberhalb der Schwelle deutlich das Auftreten zu beobachten ist (Awiszus & Feistner, 2007).

Für die Bestimmung von kortikalen Reizschwellen existieren verschiedene Konzepte. Die Grundlage ist dabei generell das Ausmaß der Peak-zu-Peak Amplitude der MEPs. Das am häufigsten verwendete Konzept ist vom Komitee der 'International Federation of Clinical Neurophysiology' (IFCN) (Rossini et al., 1994). Die Methodik setzt eine Orientierung der Reizspule an anatomischen Punkten am Kopf voraus, wie es auch in dieser Untersuchung erfolgte. Anhand dieser Punkte wird die Reizspule ausgerichtet um einen identischen Stromfluss im Gewebe zwischen den Versuchen zu garantieren und die Stelle mit den größten MEPs und der geringsten Latenz (= 'hot spot') zu bestimmen (ebd.). Im Zuge dieses Konzeptes zur Schwellwertbestimmung wird in Schritten von 5% die Stimulatorleistung erhöht, bis bei 10-20 Versuchen in 50% der Versuche ein reliables MEP von ca. 100 μ V erzeugt wird (ebd.). Um die Belastungen auf den Probanden gering zu halten und die Anzahl der gesamt erforderlichen Stimulationen zu reduzieren, wurde die Schwellenbestimmung in diesen Versuchen leicht modifiziert. Um die Auflösung in diesen Versuchen zu erhöhen, wurde bis auf 1% der Stimulatorleistung genau die Schwelle bestimmt. Die Schwelle wurde definiert, wenn bei 3 von 5 Versuchen ein MEP von 100 μ V in Ruhe erzeugt wurde (Schubert et al., 2008). Der so erhaltene Wert gleicht 1.0-mal der Ruheschwelle, ausgedrückt in % der Stimulatorleistung.

Die Reizintensität während der Versuche wurde mit 1.1-mal der Ruheschwelle festgelegt. Durch die beschriebene Abhängigkeit der Wirkung der TMS von der Intensität des Reizes (s. Punkt 2.4.) wird je nach Fragestellung zwischen Intensitäten im Bereich des linearen Anstiegs oder des Plateaus der Reiz-Antwort-

Kurve (s. Abb. 13, Punkt 2.4.2.) unterschieden (Kaelin-Lang, 2007). Eine hohe Reizintensität im Plateaubereich ist sinnvoll, wenn eine maximale motorische Antwort ausgelöst werden soll, eine mittlere Reizintensität eignet sich für die Erfassung relativer Veränderungen im Reiz-Antwortverhalten in Folge experimenteller Interventionen (ebd.). Die gewählte Reizintensität dieser Versuche wurde daher auf ein mittleres, leicht überschwelliges Niveau festgelegt. Ergebnisse von Schubert et al. (1997) belegen zudem, dass Intensitäten leicht über der motorischen Schwelle die stärksten Modulationen produzieren.

6.10. Referenzversuche

In den Versuchen unterschieden sich die durch die Schlittenbewegung ausgelösten Muskelaktivitäten bei den untersuchten Probanden. Diese variierten allerdings auch für die einzelnen Versuche eines Probanden. Da die gemessenen Antworten auf die Stimulationen (periphere elektrische und transkraniell magnetische) von den Hintergrundaktivitäten abhängen, wurden zusätzliche Referenzversuche durchgeführt. Anhand der Resultate der Referenzversuche wurde eine Normalisierung der Schlittenversuche vorgenommen. Die Normalisierung erfolgte durch die Berechnung der Ratio von Test- zu Referenzversuchen ausgedrückt in %.

Beispiel:

MEP gemessen während der Tests auf dem Schlitten (T): 0.5 mV

MEP gemessen während der Referenzversuche (R): 0.75 mV

Ratio T-R in %: 66,7

Analoges Vorgehen galt für den H-Reflex.

Die Auswertung fand auf der Basis von Einzelversuchen statt. Voraussetzung für einen Amplitudenvergleich waren vergleichbare Level der Hintergrundaktivität 50 ms vor der Stimulation. Die Tests der Referenzversuche fanden in der Ausgangsposition auf dem Schlitten statt, um für die Messungen gleiche Voraussetzungen in den Gelenkpositionen wie bei den Schlittenversuchen zu

schaffen (siehe u.a. Pyndt & Nielsen, 2003; Schubert et al., 1997). Die Probanden hatten die Aufgabe, durch willkürliche tonische Kontraktion die im 50 ms-Zeitintervall gemessenen Muskelaktivitäten der Schlittenversuche zu reproduzieren. Dieses wurde über ein visuelles online-Feedback der aktuellen Aktivität erreicht. Zu diesem Zweck wurde dem jeweiligen Probanden das Roh-EMG sowie eine Hüllkurve in Form des gefilterten und gleichgerichteten EMGs (zur Bewertung der Momentanaktivität) auf einem Bildschirm präsentiert. Die Hüllkurve des Roh-EMGs wurde durch einen Hüllkurvengleichrichter realisiert. Die Bewertung der Aktivität erfolgte genau wie in den Schlittenversuchen über ein Zeitfenster 50 ms vor dem jeweiligen Impuls. Als Grundlage für die Annahme eines Versuches galt ein vergleichbares Level der Muskelaktivität (Toleranz: $\pm 0.05 \mu V \cdot s$) im Vergleich zu den Schlittenversuchen. Bei den Studien des H-Reflexes galt zudem die M-Welle als entscheidendes Kriterium für die Stimulationskonstanz und die Annahme eines Versuches.

Versuche, bei denen nicht die Aktivitäten der Schlittenversuche erreicht werden konnten, wurden von weiteren Analysen ausgeschlossen.

6.11. statistische Analyse

Der statistische Zugang erfolgte über SPSS Version 14.0 sowie Microsoft Excel 2003. Die Messwerte wurden als arithmetisches Mittel mit Standardabweichung angegeben. Alle Daten wurden auf Normalverteilung mittels des Shapiro-Wilk Tests überprüft. Um die Veränderungen der Mittelwerte auf Signifikanz zu untersuchen, wurde je nach Datenlage mit einem zweiseitigen t-Test für gepaarte Stichproben (für normalverteilte Daten) oder dem parameterfreien Wilcoxon-Test (für nicht-normalverteilte Daten) gearbeitet. Diese Tests wurden aufgrund der Stichprobengröße gewählt (Zöfel, 2003). Für die Untersuchung wurde das allgemein übliche Signifikanzniveau von $p < 0.05$ angenommen.

Um der α -Fehler Akkumulation durch multiple Vergleiche entgegenzuwirken, wurde die Bonferroni-Korrektur angewandt. Die kritischen Werte der jeweiligen Tests änderten sich wie folgt: Student's t-Test: $p = 0,00152$; Wilcoxon-Test: $p = 0,00122$.

Der Unterschied der neurophysiologischen Parameter wurde bestimmt durch die Berechnung der Signifikanzen zwischen den getesteten Zeitpunkten (Z1 **und** Z2) innerhalb einer Bedingung (1 **oder** 3 DoF). Dies galt der Feststellung, ob Unterschiede zwischen den Phasen existierten. Für den Vergleich der Umweltbedingungen untereinander wurde jeweils nur ein Zeitpunkt (Z1 **oder** Z2) im Vergleich der Bedingungen (1 **und** 3 DoF) untersucht. Um auf Bewegungsasoziierte Veränderungen zu schließen wurden die Ergebnisse der Schlittenversuche mit denen der Referenzversuche bei gleichen Leveln der Hintergrundaktivität des Muskels verglichen.

Für die Untersuchung des Verhaltens der EMG-Amplituden und der Amplituden der Stimulationen (H-Reflex und MEPs) wurden die Mittelwerte der Probanden von allen Versuchen herangezogen. Die Amplituden der Stimulationen wurden dazu anhand der maximalen M-Welle normiert. Dieses Vorgehen findet sich gut dokumentiert in der Literatur (z.B Taube et al., 2006). Die EMG-Amplituden wurden anhand der maximalen willkürlichen Kontraktion (MVC) des Muskels normiert, um interindividuelle Unterschiede zwischen den Probanden zu berücksichtigen. Als statistisches Verfahren wurde die lineare Regressionsanalyse herangezogen. Über diese Berechnung sind Zusammenhänge der Gruppenmittelwerte beschreibbar. Die EMG-Amplitude wurde dabei als unabhängige Variable deklariert, die MEP- bzw. H-Reflexamplitude als abhängige Variable.

Kapitel 7

7. Ergebnisse

Die dargelegten Ergebnisse sind mit der unter Punkt 6 beschriebenen Methodik erhoben wurden. Die aufgezeigten Unterschiede dokumentieren anhand verschiedener Parameter die Auswirkungen der veränderten Umweltbedingungen (1 & 3 DoF) auf das motorische System.

7.1. Grundlegende Aspekte der Bewegung

Die Abbildung 52 zeigt die Muster der EMG-Aktivität der untersuchten Muskulatur im Mittel aller Probanden bei der Schlittenbewegung. Dargestellt ist ein 600 ms Zeitausschnitt, beginnend bei 100 ms vor der initialen Krafterzeugung (Trigger bei 70 N, s. Punkt. 6.4.).

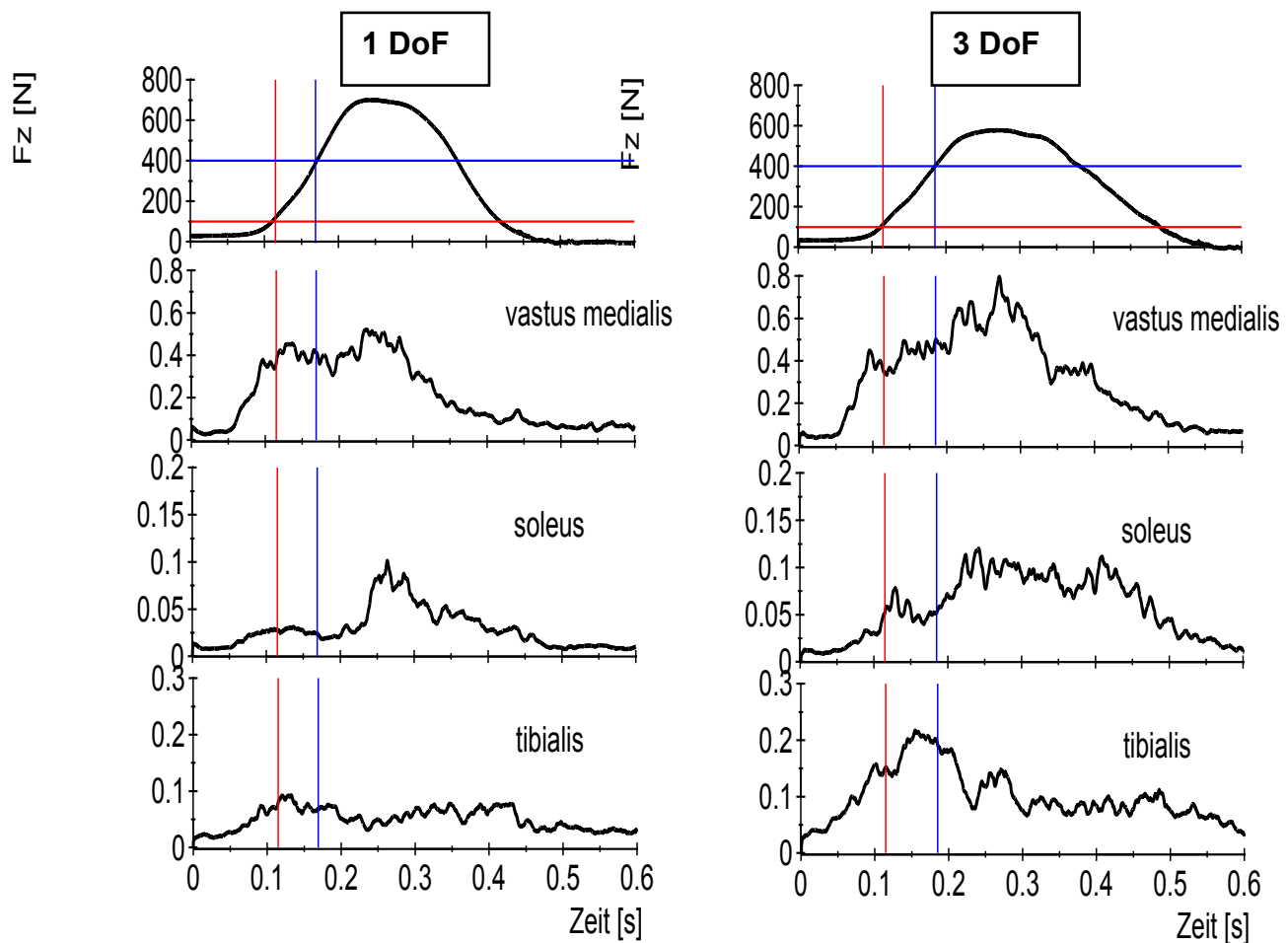


Abb. 52: Profile der Kräfte in Bewegungsrichtung und der untersuchten Muskulatur im Vergleich der Freiheitsgrade. Die farbigen Linien kennzeichnen die Triggerpunkte der Stimulation (rot= Z1 (100N); blau = Z2 (400 N)). Die Kurven sind jeweils über 21 Probanden á 5 Versuche gemittelt und wurden in Nicht-Stimulationsversuchen erhoben. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen bei den EMG-Hüllkurven der ver-

schiedenen Muskeln, die gewählt wurden, um eine bessere Sicht auf die Daten zu ermöglichen.

Die Muster der EMG-Aktivität der untersuchten Muskulatur sind in der Abbildung 52 ersichtlich. Als bestimmendes Prinzip zeigte sich, dass bei einem Wechsel von 1 auf 3 DoF eine dominante Koaktivierung der antagonistisch arbeitenden Soleus und Tibialis Muskulatur auftrat. Auf intramuskulärer Ebene zeigte sich beim vastus medialis eine erste Aktivitätsspitze im Bereich des ersten Stimulationszeitpunktes (T1; rote Linie in Abb. 52) bei beiden Freiheitsgradbedingungen. Die Betrachtung des zweiten Zeitpunktes (T2; blaue Linie in Abb. 52) offenbart keine bedeutenden Änderungen im Vergleich zu T1 bei der 1 DoF-Bedingung, jedoch eine leichte Aktivitätszunahme bei 3 DoF. Beim M. soleus, dem Zielmuskel der elektrischen und magnetischen Stimulationen, offenbart die 1 DoF Bedingung eine minimal ausgeprägte Aktivitätsspitze im Bereich von T1, welche bei T2 keine bedeutenden Änderungen erfährt. Die 3 DoF-Bedingung hingegen zeigte eine deutlich ausgeprägte erste Aktivitätsspitze kurz nach T1, gefolgt von einem klar identifizierbaren Abfall der Aktivität bei T2. Bei Betrachtung des Tibialis war eine schwach ausgeprägte erste Spitze im EMG bei 1 DoF T1 zu erkennen. Im Verlauf der Bewegung bei T2 zeigten sich nur geringe Änderungen im EMG-Profil des Muskels. Die 3 DoF bedingten eine erste kleine Aktivitätsspitze zum Zeitpunkt T1, gefolgt von einem Erreichen der Spitzenaktivität des Muskels im Bereich von T2.

Die deutlichen Unterschiede zwischen den Bedingungen sind als Funktion der erhöhten Instabilität bei 3 DoF aufzufassen. Dabei können Reflex-Adaptationen maßgeblichen Anteil besitzen (Dietz, 1996).

7.1.1. Ergebnisse der Kraftdaten

Die Kraftübertragung auf das externe System zeigte sich durch die variierenden Bedingungen deutlich beeinflusst. Die Abbildung 53 dokumentiert die gemittelten Verläufe der Kraft-Zeit-Kurven aller Probanden.

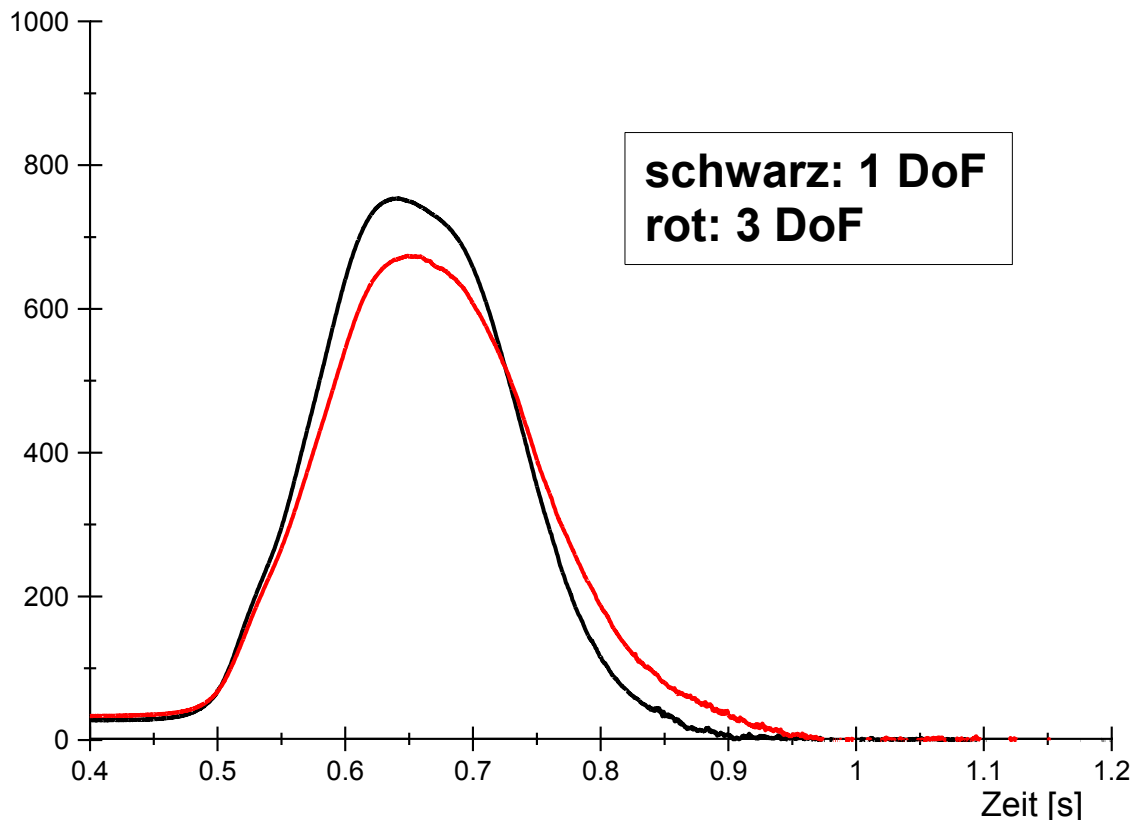


Abb. 53: Kraftverlaufskurven der Kraft in Bewegungsrichtung. Die Verläufe sind jeweils gemittelt über 21 Probanden à 5 Versuche.

Es zeigt sich, dass bei 3 DoF weniger Kraft aufgebaut werden konnte, was sich in den ermittelten Kraftspitzen (s. Abbildung 56 und Tabelle 7) widerspiegelt. Die Tabelle 5 dokumentiert die deskriptive Statistik für die maximalen Kraftwerte von F_z bei 1 und 3 DoF. Die Ergebnisse zeigen einen signifikanten Abfall der maximalen Peaks der F_z -Kraft um 66.5 N im Mittel aller Probanden bei einem Wechsel der Bedingungen. Der Kraftabfall entspricht 7.76 % im Vergleich der Bedingungen.

Auch die Querkräfte F_x und F_y zeigen eine deutliche Beeinflussung durch die veränderten Umweltbedingungen. Die gemittelten Verläufe sind in den Abbildungen 54 und 55 aufgezeigt.

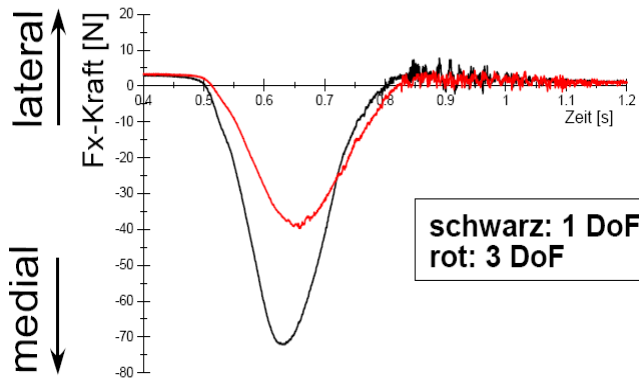


Abb. 54: gemittelte Verläufe der Kraftkomponente Fx

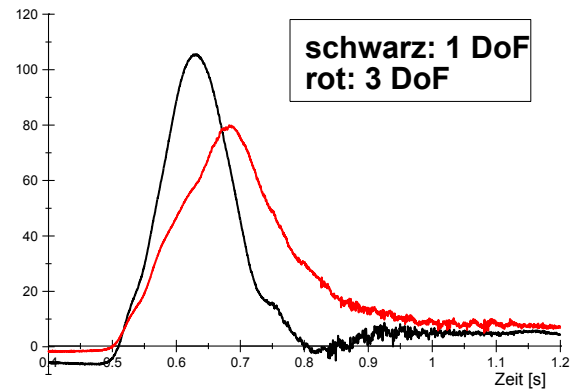


Abb. 55: gemittelte Verläufe von Fy

Die negativen Verläufe der Fx-Kraft stellen in diesem Zusammenhang eine medial orientierte Kraftentwicklung dar. Die Werte der in Tabelle 7 aufgezeigten Maximalkräfte berücksichtigen dies und stellen absolute Werte dar.

Tabelle 7: Ergebnisse der maximalen Peaks der Kräfte in Abhängigkeit von den Freiheitsgradbedingungen. Die Werte für Fx stellen absolute Werte dar. Die Daten sind gemittelt über 21 Probanden \pm 5 Versuche \pm Standardabweichung. Die statistischen Unterschiede wurden durch den t-Test analysiert. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0.05$.

Bedingung	Fz [N]		Fy [N]		Fx [N]	
	Mean	STD	Mean	STD	Mean	STD
1 DoF	856,1	$\pm 128,7$	159,1	$\pm 91,2$	106,4	$\pm 64,3$
3 DoF	789,6	$\pm 103,6$	123,6	$\pm 46,7$	91,6	$\pm 69,3$
p 1-3 DoF	<0.0001		<0.0001		=0.045	

Die maximalen Kräfte fielen von 1 auf 3 DoF bei Fy um 22.3% und bei Fx um 13.9 %.

Die Unterschiede erreichten bei allen Kraftkomponenten ein Signifikanzniveau unter $p = 0.05$, bei Fz und Fy erwiesen sich die Veränderungen zusätzlich mit $p < 0.0001$ als hochsignifikant (t-Test).

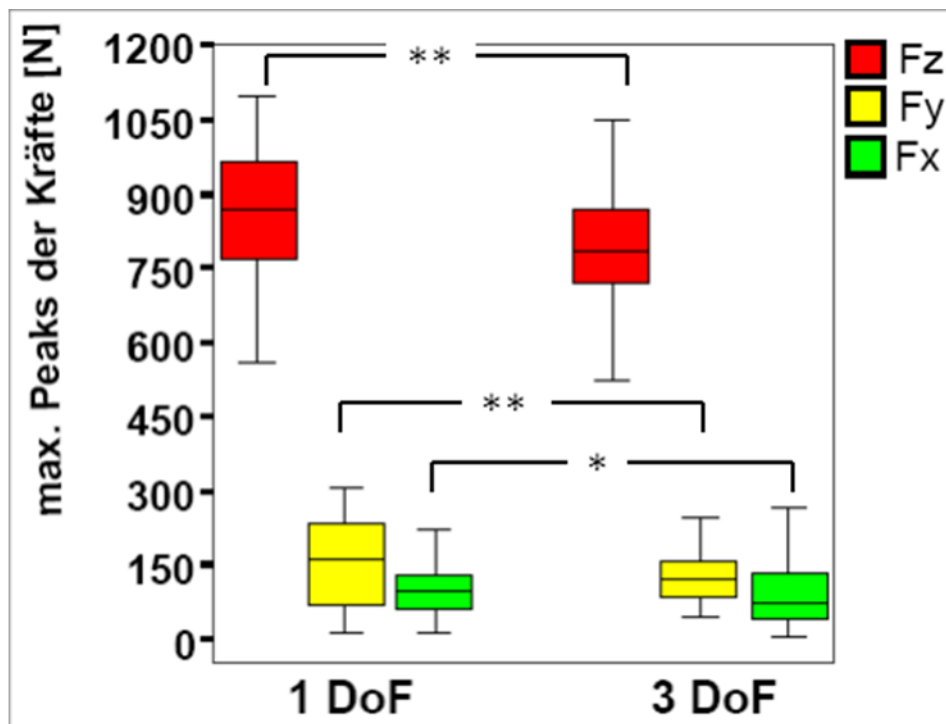


Abb. 56: Boxplots der Kräfte (Fz,Fy,Fx) in Abhängigkeit von der wirkenden Freiheitsgradbedingung. '***' kennzeichnet einen p-Wert < 0.0001, bei '**' ist p kleiner 0.05

Die Auswertung der Kraftdaten lässt eine klare, an die Instabilität gekoppelte, Veränderung der einzelnen Komponenten erkennen. Die Ergebnisse bestätigen damit die Tendenzen bei Studien an oberen (Bober et al., 1982; Kornecki et al., 2001) sowie an unteren Extremitäten (Wübbenhorst & Zschorlich, 2011).

Die Änderungen des Ausmaßes der Kraftübertragung auf das externe System kann dabei als Ausdruck einer Adaptation des muskuloskeletalen Systems an die Instabilität gewertet werden (Kornecki, 1992). Bober et al. (1982) vermuteten, dass die verminderte Kraftübertragung in einer veränderten Koordination der Muskeleinsätze ruht.

Auch die Reduktion der Querkräfte erlaubt die Annahme, dass der aktive Stabilisierungsprozess der Freiheitsgradbedingungen die Entwicklungen bestimmt. Da im Vergleich von 1 und 3 DoF eine erhöhte Instabilität über die Verbindung der Fußplatte über ein Kugelgelenk geschaffen wurde, ist nicht davon auszugehen, dass die Entwicklungen lediglich eine passive Konsequenz der Bewegungsausführung darstellen.

7.1.2. Kraftänderungsgeschwindigkeit

Die gemittelten Verlaufskurven der Kraftänderungsgeschwindigkeit sind in Abbildung 57 aufgezeigt. Die erhöhten Stabilisierungsanforderungen bei 3 DoF äußern sich hier in einer geringeren maximalen Kraftänderungsgeschwindigkeit. Auch die Entwicklungen der maximalen Kraftänderungsgeschwindigkeit müssen als Erscheinungsform der gesteigerten Instabilität des externen Systems gewertet werden. Neben der Reduktion der wirkenden Kräfte zeigt sich damit auch dieser Parameter in Abhängigkeit vom Grad der Stabilisierungsanforderung.

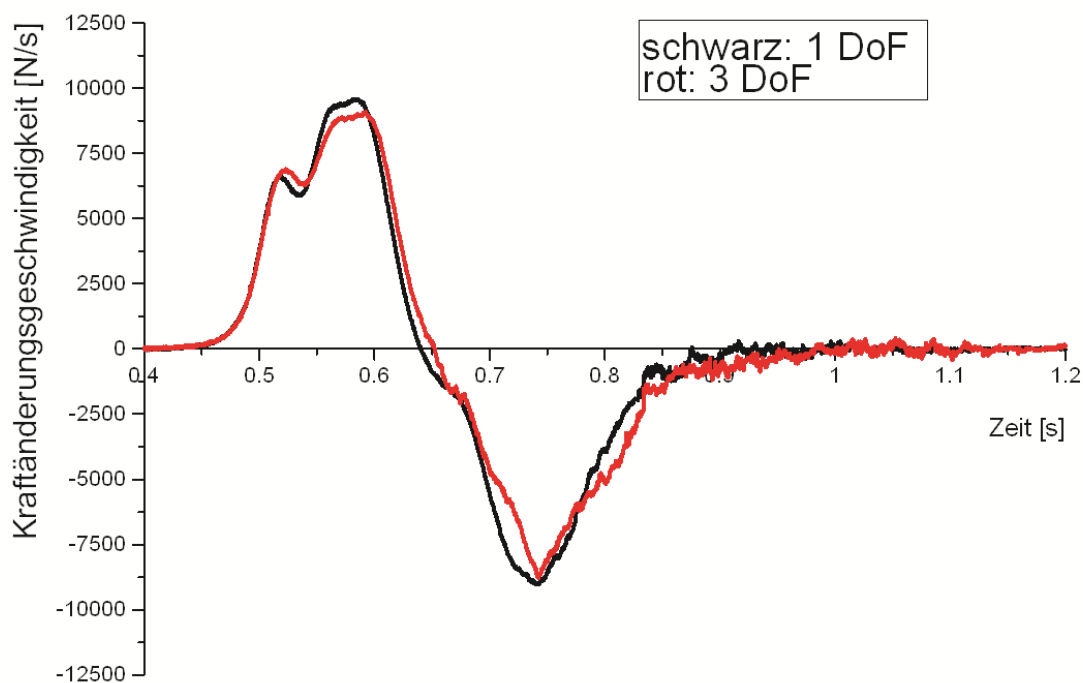


Abb. 57. Verläufe der Kraftänderungsgeschwindigkeit der Fz-Kraft bei 1 und 3 DoF. Die Verläufe sind gemittelt über 21 Probanden á 5 Versuche

Die Kraftänderungsgeschwindigkeiten der Kraft in Bewegungsrichtung über alle Probanden zeigen im Mittel 9941,1 N/s für die stabile Bedingung (1 DoF) und 9492,6 N/s für die instabile Bedingung (3 DoF). Die Unterschiede zeigten sich jedoch beim t-Test mit einem p-Wert von 0,238 **nicht** als statistisch signifikant (Tabelle 8).

Tabelle 8: maximale Kraftänderungsgeschwindigkeiten und Zeitpunkte bis zum Erreichen (T_{Diff}) bei 1 und 3 DoF. Die Daten sind gemittelt über 21 Probanden á 5 Versuche. Der statistische Zugang erfolgte mittels des t-Test ($p < 0,05$).

	Kraftänderungsgeschwindigkeit [N/s]		p	T_{Diff}		p
1 DoF	9941,1	$\pm 4221,6$	0,238	0,576	$\pm 0,027$	0,087
3 DoF	9492,6	$\pm 5264,1$		0,584	$\pm 0,042$	

Die Zeitpunkte bis zum Erreichen der maximalen Kraftanstiegssteilheit (T_{Diff}) stiegen im Vergleich der Bedingungen von 0,576 s bei 1 DoF auf 0,584 s bei 3 DoF. Die Unterschiede zwischen den Probanden zeigten sich jedoch als nicht signifikant.

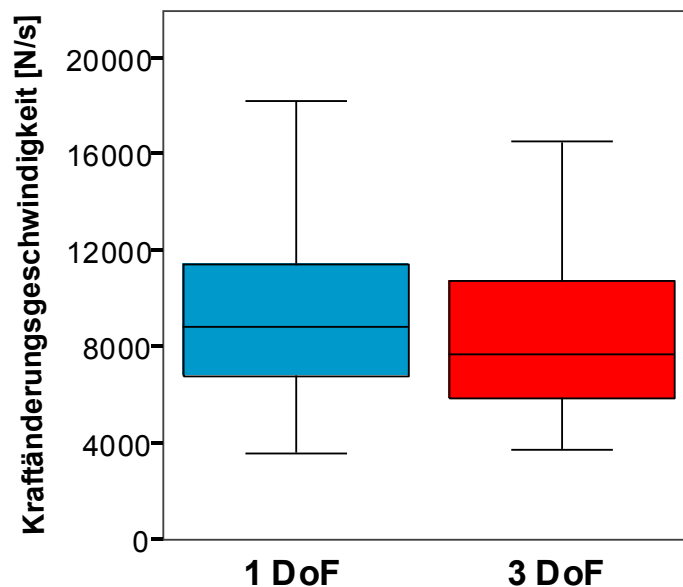


Abb. 58: Mittelwerte und Standardabweichungen des positiven Peaks der Kraftänderungsgeschwindigkeit beider Bedingungen.

Die fehlende Signifikanz der Unterschiede zwischen den Bedingungen kann durchaus auf das im Vorfeld absolvierte Trainingsprogramm zurückgeführt werden. Ziel war es, einen möglichst gleichen Kraftaufbau im Vergleich der Bedingungen zu erzeugen, um einen hohen Grad der Reproduzierbarkeit zu erreichen.

7.2. Muskelaktivitäten

Während der Versuche waren deutliche Veränderungen der Aktivitäten der untersuchten Muskulatur auszumachen. Die Tabelle 9 und die Abbildung 59 dokumentieren die Veränderungen in Abhängigkeit der wirkenden Freiheitsgradbedingung.

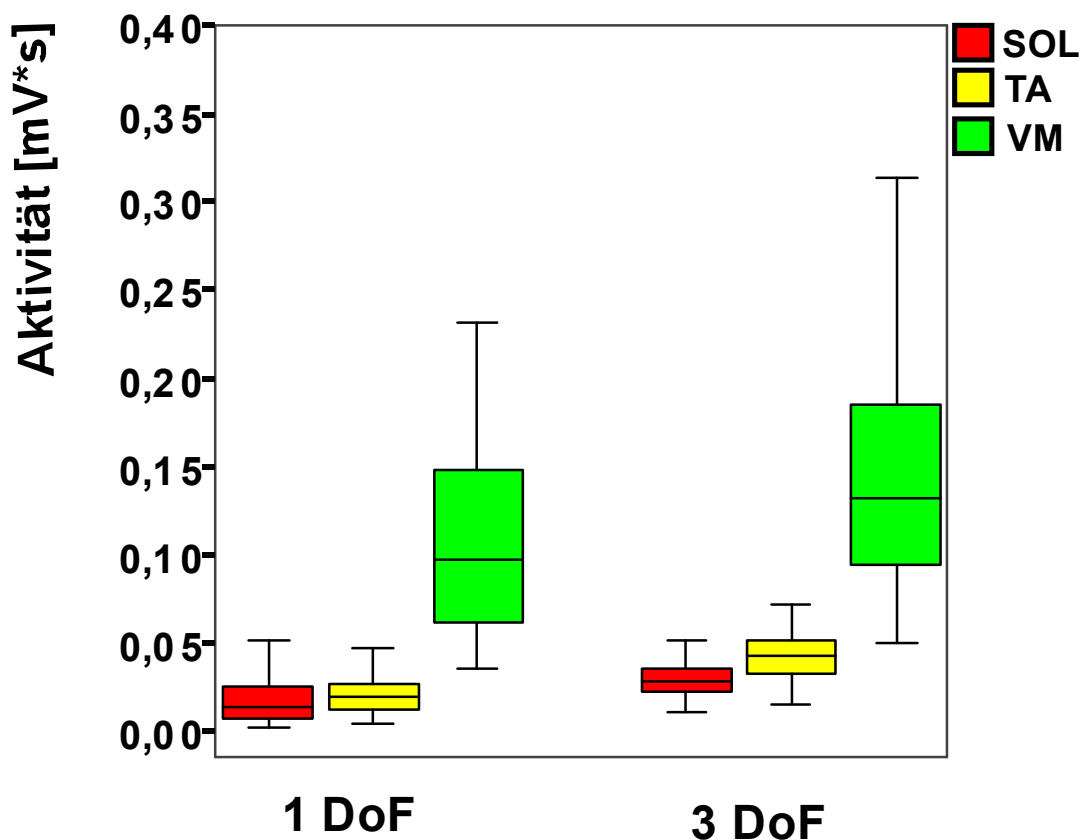


Abb. 59: Boxplots der Muskelaktivitäten in Abhängigkeit von der wirkenden Freiheitsgradbedingung. SOL=M. soleus; TA= M. tibialis anterior; VM= M. vastus medialis.

Die Aktivitäten der Muskeln zeigen jeweils einen Anstieg beim Wechsel von 1 auf 3 DoF. Die Progression des SOL und des TA sind dabei als Funktion der erhöhten Instabilität aufzufassen und unterstreichen die stabilisierende Funktion der beiden Muskeln. Im Vergleich der Freiheitsgrade zeigt sich eine erhöhte Kokontraktion als bestimmendes Muster bei zunehmender Instabilität.

Der M. vastus medialis ist als Extensor des Kniegelenks maßgeblich an der Umsetzung der Bewegung beteiligt und besitzt daher eine bedeutende Kinetor-

funktion in diesen Versuchen. Sein Anstieg in der instabilen 3 DoF-Bedingung lässt jedoch vermuten, dass auch fixatorische Aufgaben wahrgenommen werden (Wuebbenhorst & Zschorlich, 2011). Kornecki (1992) postulierte, dass bei erhöhten Graden der Instabilität des externen Systems die Aktivität der kraftzeugenden Muskulatur heruntergeregelt wird. In diesem Zusammenhang wäre die Mehraktivität des M. vastus medialis mit einer verstärkten Übernahme stabilisierender Aufgaben während der Schlittenbewegung zu erklären.

Tabelle 9: Aktivitäten der untersuchten Muskulatur im Zeitbereich der Schlittenbewegung in Abhängigkeit der wirkenden Freiheitsgradbedingungen. Die Daten sind gemittelt über 21 Probanden á 5 Versuche. SOL=M. soleus; TA= M. tibialis anterior; VM= M. vastus medialis. Die Daten wurden mittels des t-Tests auf Signifikanz geprüft. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0.05$.

Bedingung	SOL [mV*s]		TA [mV*s]		VM [mV*s]	
	Mean	STD	Mean	STD	Mean	STD
1 DoF	0,0165	±0,011	0,0201	±0,011	0,1067	±0,047
3 DoF	0,0291	±0,009	0,0421	±0,014	0,1463	±0,068
p 1-3 DoF	<0.001		<0.001		<0.001	

7.3. H-Reflex

Der H-Reflex wurde in diesen Versuchen evoziert, um die Übertragung in den Ia-afferenten Bahnen des M. soleus näher beurteilen zu können. Dabei diente die M-Welle als Indikator der Stimulationskonstanz. Veränderungen der reflektorischen Komponente sind daher den situationsspezifischen Modulationen durch hemmende oder bahnende Mechanismen zuzuordnen.

Die Abbildung 60 zeigt repräsentative Daten eines Probanden, wie sie sich im EMG darstellten. Gezeigt ist ein Zeitausschnitt von 150 ms ab dem Stimulationstrigger.

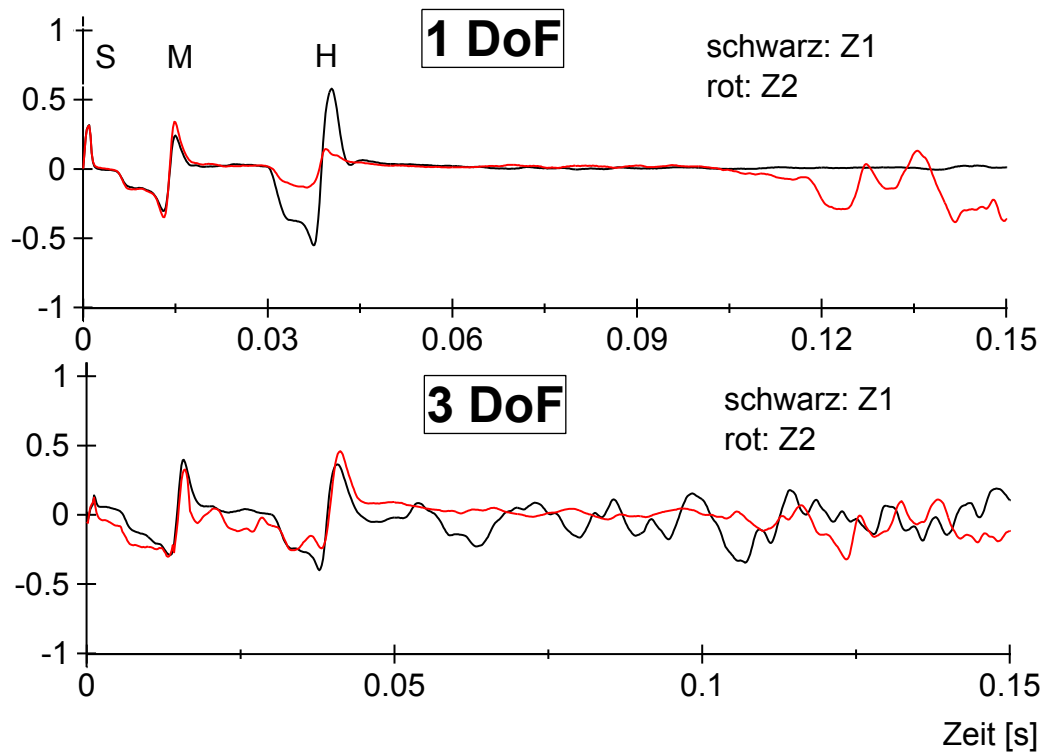


Abb. 60: Verlaufskurven des EMGs zum Zeitpunkt des H-Reflexes. Die Kurven sind gemittelt aus den Rohdaten von jeweils 5 Versuchen eines Probanden (UCR) zu den Zeitpunkten Z1 & Z2 bei 1 & 3 DoF. S= stimulus Artefakt; M= M-Welle; H= H-Welle

Der H-Reflex veränderte sich in Abhängigkeit von den anliegenden Freiheitsgraden, den getesteten Zeitpunkten und der jeweiligen Bewegungsaufgabe. Die Tabelle 10 fasst die Entwicklungen bei diesen Messungen zusammen.

Tabelle 10: Soleus H-Reflex-Amplitude unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N); p_{Z1-Z2} zeigt die Signifikanz zwischen den verschiedenen Zeitpunkten, $p_{\text{Test-Ref}}$ ist die Signifikanz zwischen den Aufgaben zu einem Zeitpunkt. Die Daten zeigen jeweils gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche. Die statistische Überprüfung der Unterschiede erfolgte mittels des Wilcoxon Tests. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0.05$.

Bedingung		Soleus H-Reflex-Amplitude [mV]				p _{Z1-Z2}
		Zeitpunkt				
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)		
1 DoF	Test	1,307	±0,735	1,023	±0,708	0,023
	Ref	0,759	±0,595	1,103	±0,647	<0,001
p _{Test-Ref}		<0,001		0,305		
3 DoF	Test	0,948	±0,659	0,956	±0,689	0,322
	Ref	1,084	±0,685	1,377	±0,749	0,058
p _{Test-Ref}		0,244		0,03		

Die Unterschiede zwischen den getesteten Zeitpunkten sind beim nichtparametrischen Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben bei 1 DoF mit einem p-Wert von 0,023 signifikant. Die Bedingung 3 DoF erbrachte einen p-Wert von 0,322. Der Vergleich der Amplituden des H-Reflexes der Versuche am Schlitten („Test“ in Tab. 10) mit denen der Referenzversuche („Ref“ in Tab. 10) diente der Identifikation aufgabenspezifischer Veränderungen. Dieser Vergleich zeigte Modifikationen des spinalen Reflexsystems in Abhängigkeit von der jeweiligen Phase und Bedingung (Tab. 10, Abb. 61 und 62).

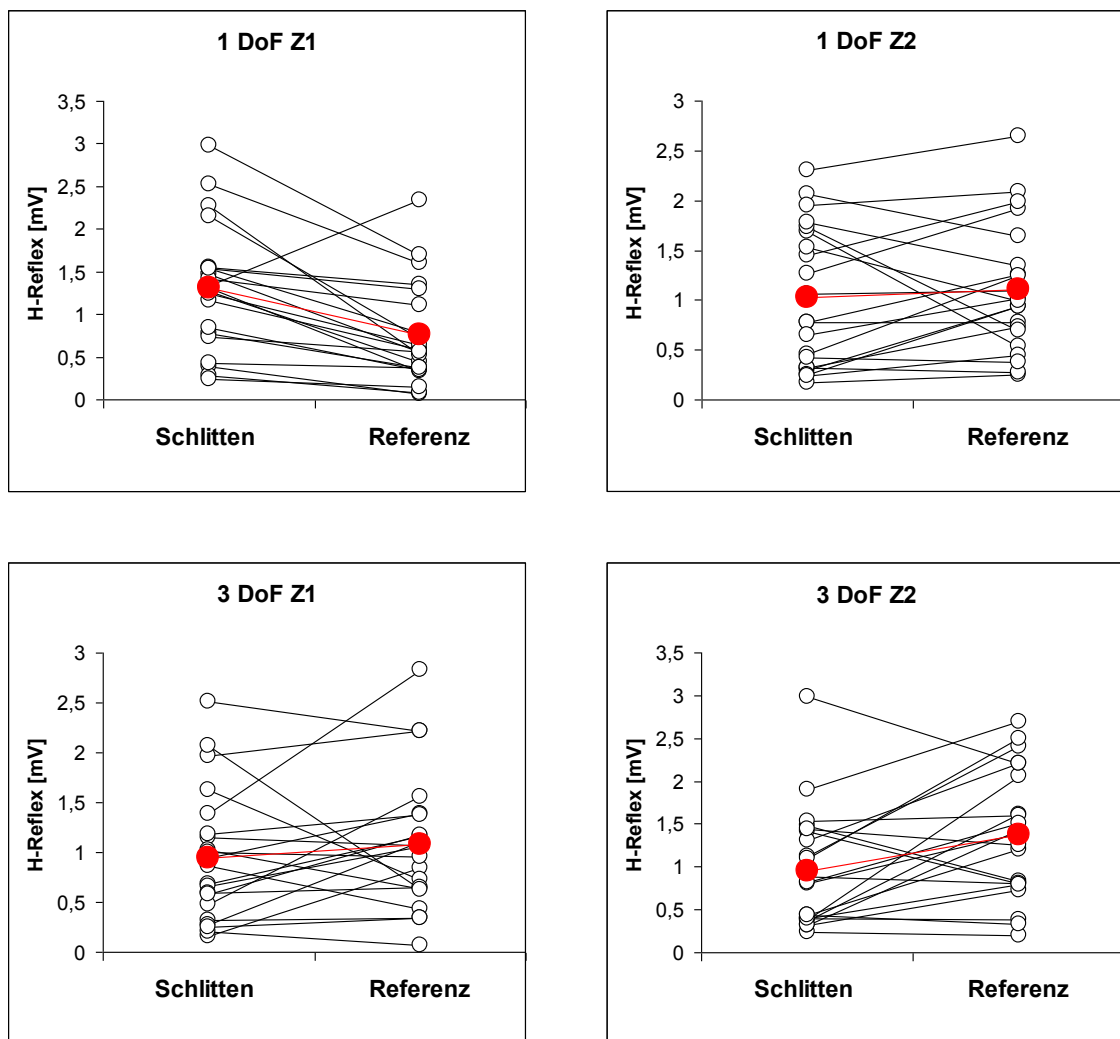


Abb. 61: Entwicklung der H-Reflex-Amplituden aller Probanden im Vergleich der Schlitten und der Referenzversuche. Die jeweiligen Gruppenmittelwerte sind rot gekennzeichnet. Dargestellt sind jeweils Mittelwerte aus 5 Versuchen. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen, um eine bessere Sicht auf die Daten zu ermöglichen.

Die ermittelten Tendenzen des H-Reflexes sind in Abbildung 61 und 62 nochmals dargestellt. Die Abbildung 61 schlüsselt das Verhalten der H-Reflexamplitude im Mittel der 5 Versuche eines Probanden unter der jeweiligen

Bedingung auf. Die schwarzen Balken der Abbildung 62 charakterisieren das Verhalten der H-Reflex-Amplitude in den verschiedenen Phasen und Bedingungen der Kraftproduktionsaufgabe. Die grauen Balken zeigen die Referenzversuche. Die Grafik verdeutlicht signifikante Unterschiede im Vergleich der Aufgaben bei 1 DoF Z1 sowie bei 3 DoF Z2.

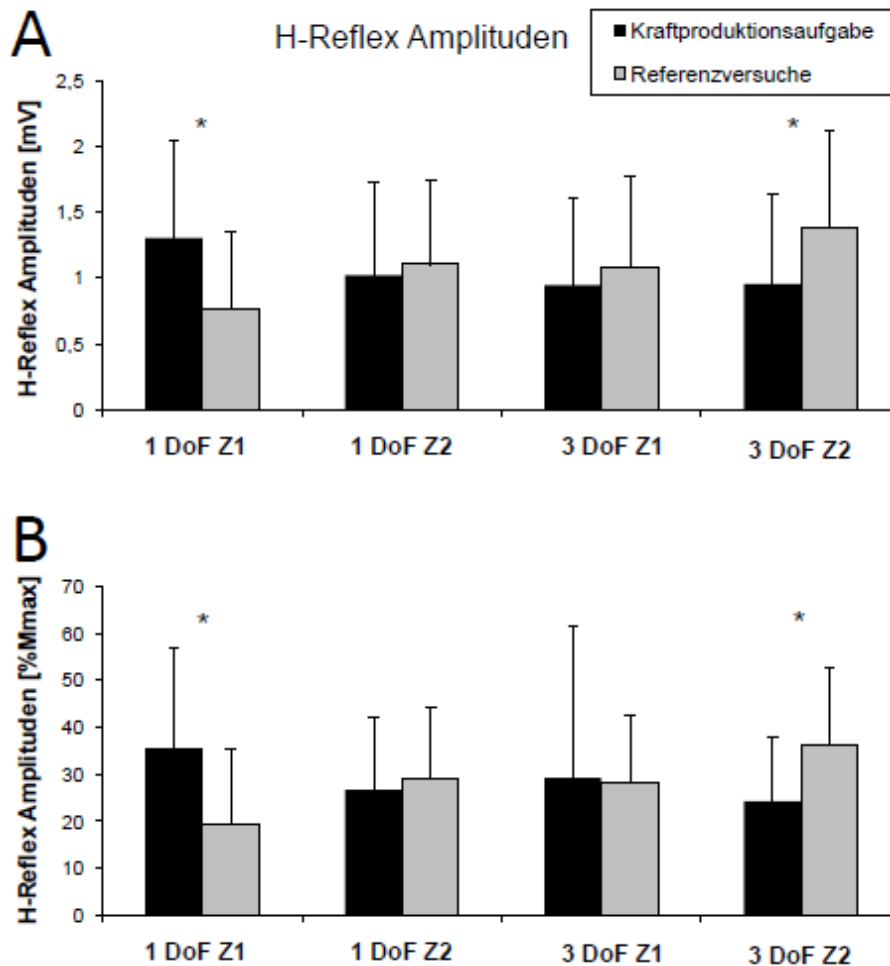


Abb. 62: Mittelwerte der H-Reflex-Amplitude während der Kraftproduktionsaufgabe (schwarze Balken) und während der Referenzversuche (graue Balken). Die Werte sind jeweils gemittelt über 21 Probanden á 5 Versuche. Signifikante Unterschiede ermittelt durch den Wilcoxon Test sind mit '*' gekennzeichnet ($p < 0.05$). Die Balken repräsentieren Mittelwerte \pm Standardabweichung. **A:** Roh-Amplituden **B:** normalisiert anhand der maximalen M-Welle

Die Grafik 62B demonstriert zudem die Amplituden der H-Reflexe normalisiert anhand der individuellen maximalen M-Welle. Diese Art der Standardisierung ermöglicht eine Beurteilung der Reflex-Erregbarkeit im Vergleich der Bedingungen (Simonsen & Dyhre-Poulsen, 1999). Auch in diesen Daten waren signifikante Unterschiede bei 1 DoF T1 sowie bei 3 DoF T2 auszumachen (Tabelle 11).

Tabelle 11: M-Wellen normalisierte Soleus H-Reflex-Amplitude unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N); p_{Z1-Z2} zeigt die Signifikanz zwischen den verschiedenen Zeitpunkten, $p_{\text{Test-Ref}}$ ist die Signifikanz zwischen den Aufgaben zu einem Zeitpunkt. Die Daten zeigen jeweils gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche. Die statistische Überprüfung der Unterschiede erfolgte mittels des Wilcoxon Tests. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0.05$.

Bedingung		Soleus H-Reflex-Amplitude [%Mmax]				
		Zeitpunkt				
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)		
1 DoF	Test	35,06	±21,42	26,74	±15,32	=0,012
	Ref	19,47	±15,89	28,97	±15,39	=0,03
p _{Test-Ref}		<0,001		0,205		
3 DoF	Test	29,19	±32,23	24,25	±13,89	=0,52
	Ref	28,17	±14,33	36,11	±16,72	<0,001
p _{Test-Ref}		0,394		0,025		

Da die Amplitude des H-Reflexes vom Level des Hintergrund-EMGs abhängig ist, wurden Referenzversuche mit vergleichbaren Aktivitäten durchgeführt. Die Versuche hatten die Funktion einer Normalisierung der H-Reflex-Amplitude anhand des Hintergrund-EMGs. Capaday (2004) beschrieb den Vergleich von Aufgaben bei gleichen Leveln der Hintergrund-Aktivität als Messung der synaptischen Effektivität.

“When measurements between tasks are made at matched levels of electromyographic activity (i.e., the recruitment level of the α -motoneuron pool), the H-reflex is a measure of the efficacy of synaptic transmission from the Ia-afferent to the α -motoneurons.” (Capaday, 2004).

Muskelaktivitäten zum Stimulationszeitpunkt

Um die aktuelle Muskelaktivität bewerten zu können wurde in einem 50 ms-Zeitfenster vor der Stimulation das Integral des EMGs bestimmt (s. Methodenteil).

Tabelle 12: Soleus Aktivitäten unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N) während der Kraftproduktionsaufgabe und der Referenzversuche; $p_{\text{Test-Ref}}$ zeigt die Signifikanz zwischen den Aufgaben. Die statistische Überprüfung wurde mittels des t-Tests durchgeführt ($p < 0.05$). Die Daten zeigen jeweils 20 gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche.

Bedingung		Soleus-Aktivitäten [$\mu\text{V}\cdot\text{s}$]			
		Zeitpunkt			
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)	
1 DoF	Test	0,621	$\pm 0,402$	1,202	$\pm 0,855$
	Ref	0,614	$\pm 0,397$	1,202	$\pm 0,604$
$p_{\text{Test-Ref}}$		=0,54		=0,953	
3 DoF	Test	1,145	$\pm 0,604$	2,473	$\pm 1,309$
	Ref	1,142	$\pm 0,605$	2,486	$\pm 1,326$
$p_{\text{Test-Ref}}$		=0,446		=0,296	

Die während der Versuche ermittelten Aktivitäten lassen in Abhängigkeit vom jeweiligen getesteten Zeitpunkt und der Bedingung deutliche Unterschiede erkennen. Die geringsten Aktivitäten zeigen sich bei 1 DoF Z1 und die höchsten bei 3 DoF Z2. In den Referenzversuchen bestand die Aufgabe darin, vergleichbare Aktivitäten wie in der Kraftproduktionsaufgabe auf dem Schlitten herzustellen. Die Tabelle 12 zeigt die Relationen der Schlittenversuche zu den Referenzversuchen. Die Referenzversuche wiesen vergleichbare Relationen in den Aktivitäten des Soleus in einem Zeitfenster 50 ms vor dem Elektroimpuls auf. Auf der Basis der gleichen muskulären Aktivitäten zum Zeitpunkt der Stimulation wurden die H-Reflex-Amplituden der Kraftproduktionsaufgabe anhand der Referenzversuche normalisiert. Dazu wurden die Daten der Tabelle 10 verarbeitet. Die Ergebnisse sind der Tabelle 13 zu entnehmen.

Tabelle 13: H-Reflex-Amplitude der Schlittenversuche normalisiert anhand der Referenzversuche des M. Soleus. Die Werte stellen gemittelte Werte aller Probanden dar. Die statistische Überprüfung erfolgte mittels des Wilcoxon Tests. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0,05$.

normalisierte H-Reflex-Amplitude [%]				
Zeitpunkt	Bedingung			
	1 DoF		3 DoF	$p_{1-3 \text{ DoF}}$
Z1	226	± 122	110 ± 84	0,001
Z2	100	± 70	80 ± 48	0,149
p_{T1-T2}	<0,001		0,244	

Die Ergebnisse zeigen deutliche Unterschiede im Vergleich der Bedingungen. Unter Beachtung der in Tabelle 10 aufgezeigten Entwicklungen lassen sich erst nach der Normalisierung deutliche Unterschiede im Vergleich der Bedingungen ausmachen. Der normalisierte Wert charakterisiert dabei die Entwicklungen der Amplitude ohne den Einfluss des Hintergrund-EMGs. Bei 1 DoF fallen die relativen Amplituden von 226% auf 100% im Vergleich von Z1 und Z2. Der Abfall von 126% im Vergleich der Zeitpunkte war mit $p < 0,001$ (Wilcoxon) signifikant. Bei 3 DoF trat ein Abfall von 110% auf 80% auf, welcher jedoch keine statistische Signifikanz erreichte (Wilcoxon: $p = 0,244$). Der Vergleich von Z1 bei 1 und 3 DoF zeigt eine Differenz von 116% (Wilcoxon: $p = 0,001$); Z2 wies Unterschiede in der Höhe von 20% auf, jedoch bei nicht signifikanten Ergebnis (Wilcoxon: $p = 0,149$). Die Ergebnisse sind in Abbildung 63 nochmals visualisiert.

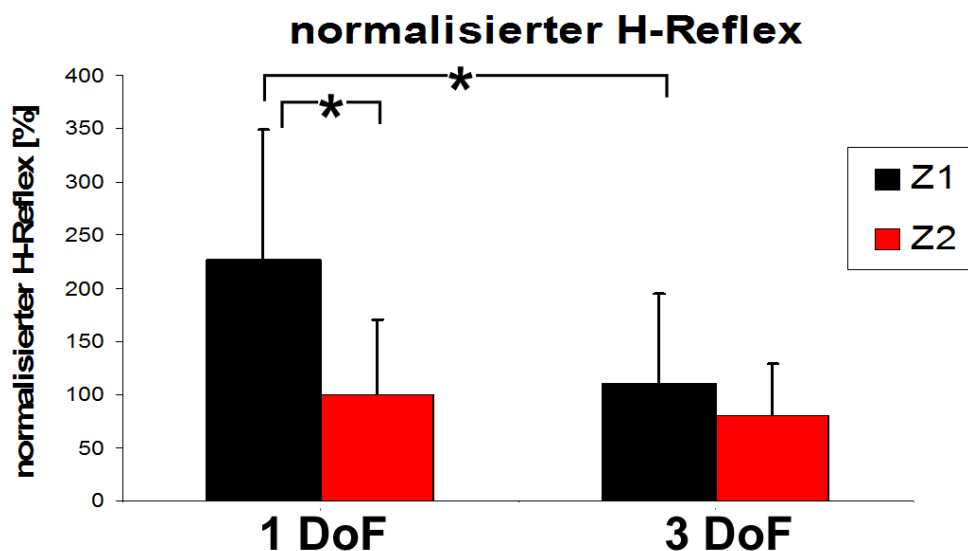


Abb. 63: synaptische Effektivität beider Bedingungen (1 & 3 DoF) bei Z1 und Z2. Die Daten sind gemittelt über 21 Probanden. Signifikante Änderungen sind durch '*' gekennzeichnet.

Die Abbildung 64 verdeutlicht die im Rahmen dieser Arbeit festgestellten Verhältnisse der H-Reflexe im Vergleich der willkürlichen Kontraktion der Referenzversuche und der Bewegungsrealisation auf dem Schlitten in Abhängigkeit von der Hintergrundaktivität, normalisiert anhand der MVC (s. auch Llewellyn et al., 1990). Die Regressionsgerade demonstriert in der 1 DoF-Z1-Bedingung deutliche Unterschiede, vorrangig gekennzeichnet durch deutlich größere Werte des Ordinatenabschnitts in den Schlitten- im Vergleich zu den Referenzversuchen. In der 3 DoF-Bedingung zeigen sich veränderte Relationen bei Z1, welche sich durch einen größeren Anstieg der Regressionsgeraden der Schlittenversuche (blau) auszeichnen, welcher bei Z2 nicht mehr nachweisbar war.

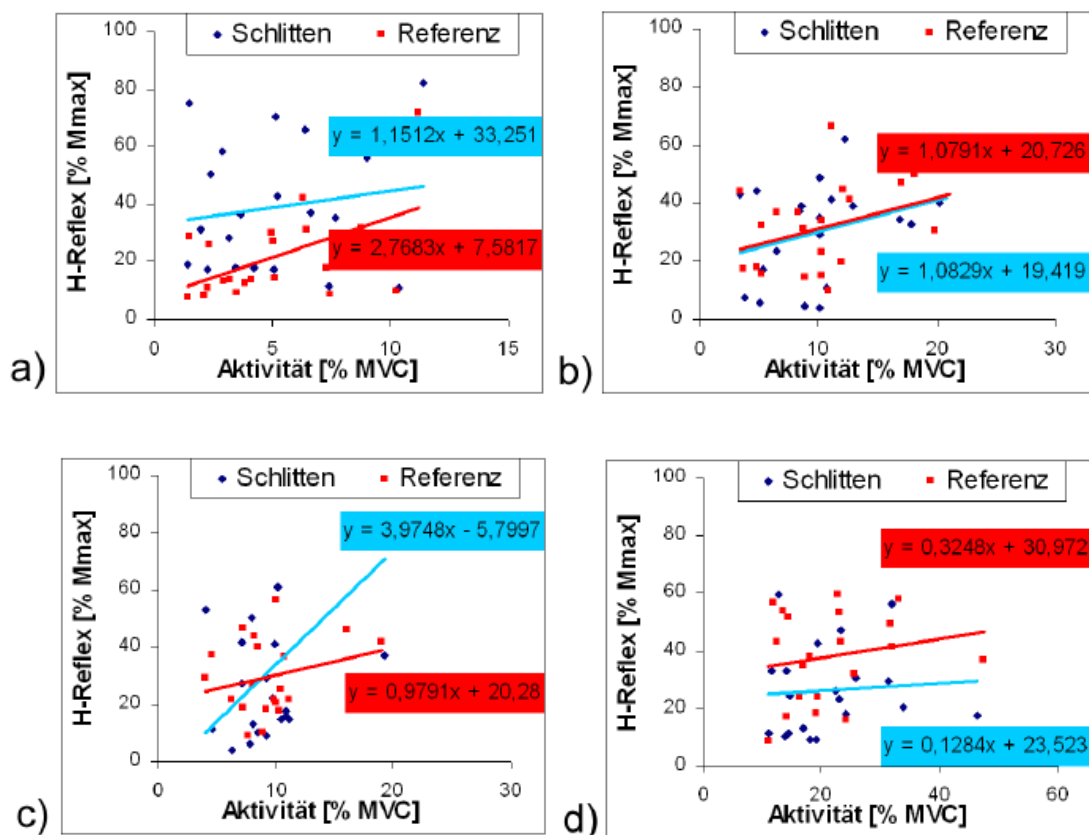


Abb. 64: Soleus H-Reflex-Amplituden und Soleus-Hintergrundaktivität während der Schlittenbewegung (blaue Symbole) und der Referenzversuche (rote Symbole) im Vergleich. Neben den veränderten Anstiegen der linearen Regression sind auch die veränderten y-Abschnitte im Vergleich der Bedingungen zu beachten. a) 1 DoF Z1; b) 1 DoF Z2; c) 3 DoF Z1; d) 3 DoF Z2. Jeder Datenpunkt stellt den Mittelwert aus 5 Versuchen eines Probanden dar. Zu beachten sind die veränderten Skalierungen zwischen den Teilgrafiken.

Nimmt man die Referenzversuche als Ausdruck normaler H-Reflex-Entwicklung an, manifestieren sich die Unterschiede während der Stabilisierung der Schlittenbewegung deutlich in den Daten.

7.4. TMS

Mit der transkraniellen Magnetstimulation wurden die Modulation und Übertragung in den kortikospinalen Bahnen als Ganzes untersucht (Capaday et al., 1999; Taube et al., 2007).

7.4.1. MEP-Amplituden

7.4.1.1. M. Soleus

Die Abbildung 65 zeigt repräsentative Daten eines Probanden, wie sie sich im EMG darstellten. Gezeigt ist ein Zeitausschnitt von 250 ms ab dem Stimulationsstrigger.

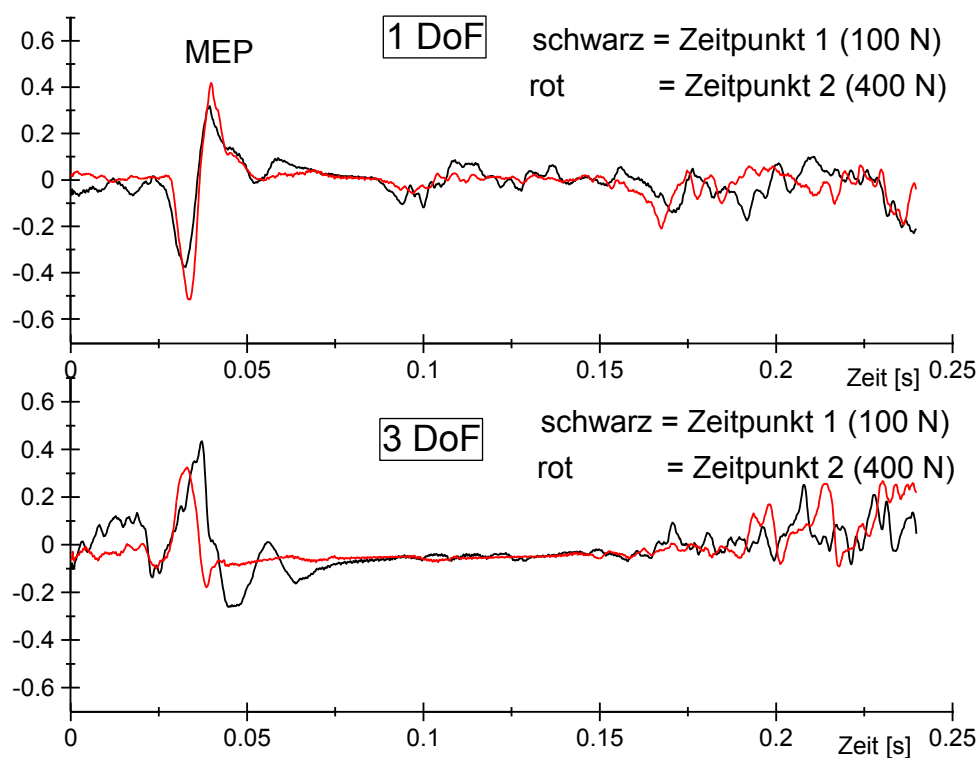


Abb.65: Verlaufskurven des EMGs zum Zeitpunkt des MEPs. Die Kurven sind gemittelt aus jeweils 5 Versuchen eines Probanden zu den Zeitpunkten Z1 & Z2 bei 1 & 3 DoF.

In Abhängigkeit von der jeweiligen Phase und der Freiheitsgradbedingung waren Modulationen der MEPs auszumachen. Die Tabelle 14 und Abbildung 66 dokumentieren diese Veränderungen während der Kraftproduktionsaufgabe auf dem Schlitten und der Referenzversuche.

Tabelle 14: Soleus MEPs der Referenz- (Ref) und Schlittenversuche (Test) unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N); p_{Z1-Z2} zeigt die Signifikanz zwischen den verschiedenen Zeitpunkten, p_{1-3} DoF ist die Signifikanz zwischen den Bedingungen zu einem Zeitpunkt. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0,05$. Als Test wurde je nach Datenlage entweder der t-Test (T) oder Wilcoxon Test (W) genutzt. Die Daten zeigen jeweils gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche \pm Standardabweichung.

Bedingung		Soleus MEPs [mV]				
		Zeitpunkt				
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)		
1 DoF	Test	0,529	±0,224	0,546	±0,192	0,677 ^T
	Ref	0,498	±0,223	0,684	±0,263	0,006 ^T
p _{Test-Ref}		0,164 ^T		0,045 ^T		
3 DoF	Test	0,894	±0,435	0,78	±0,523	0,023 ^W
	Ref	0,621	±0,278	0,96	±0,433	<0,001 ^T
p _{Test-Ref}		0,006 ^W		0,085 ^W		

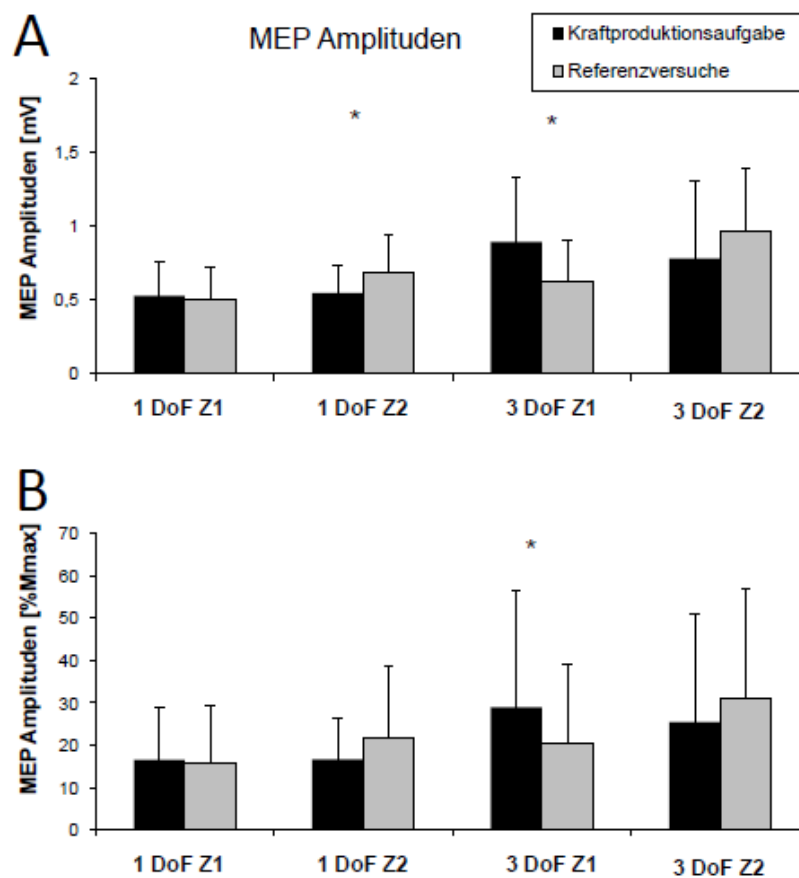


Abb. 66: MEP-Amplituden des M. soleus bei 1 & 3 DoF zu Z1 und Z2. Die Daten sind gemittelt über 21 Probanden á 5 Versuche. Signifikante Unterschiede sind mit '*' gekennzeichnet ($p < 0,05$).

Die Daten lassen keine Veränderungen der MEPs bei 1 DoF in der initialen Phase der Bewegung erkennen. Im Verlauf der Bewegung (Z2) hingegen zeigten sich die Unterschiede zwischen Referenz- und Schlittenversuchen als statistisch signifikant (t-Test: $p=0,045$). Bei der instabilen 3 DoF Bedingung bedingte die initiale Phase im Vergleich der Aufgaben signifikant erhöhte MEPs (Wilcoxon Test: $p=0,006$), während Z2 keine Unterschiede aufwies.

Die M-Wellen normalisierten MEPs zeigten signifikanten Veränderungen ausschließlich in der 3 DoF Z1- Phase. Die Tabelle 15 dokumentiert diese Ergebnisse.

Tabelle 15: Soleus MEPs der Referenz- (Ref) und Schlittenversuche (Test) unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N); p_{Z1-Z2} zeigt die Signifikanz zwischen den verschiedenen Zeitpunkten, p_{1-3} DoF ist die Signifikanz zwischen den Bedingungen zu einem Zeitpunkt. Das Signifikanzniveau lag bei $p<0,05$. Als Test wurde Wilcoxon Test genutzt. Die Daten zeigen jeweils gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche \pm Standardabweichung.

Bedingung		Soleus MEPs [%Mmax]				p _{Z1-Z2}
		Zeitpunkt				
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)		
1 DoF	Test	16,6	±12,2	16,7	±9,9	0,639
	Ref	15,9	±13,2	21,6	±16,9	0,007
p _{Test-Ref}		0,259		0,092		
3 DoF	Test	29,04	±27,6	25,4	±25,7	0,021
	Ref	20,6	±18,6	30,9	±25,8	<0,001
p _{Test-Ref}		0,01		0,114		

Die Abbildung 67 visualisiert nochmals die in dieser Untersuchung gefundenen Amplituden aller Probanden, jeweils gemittelt über 5 Versuche. Die rot hervorgehobenen Datenpunkte stellen den Mittelwert über alle Probanden dar.

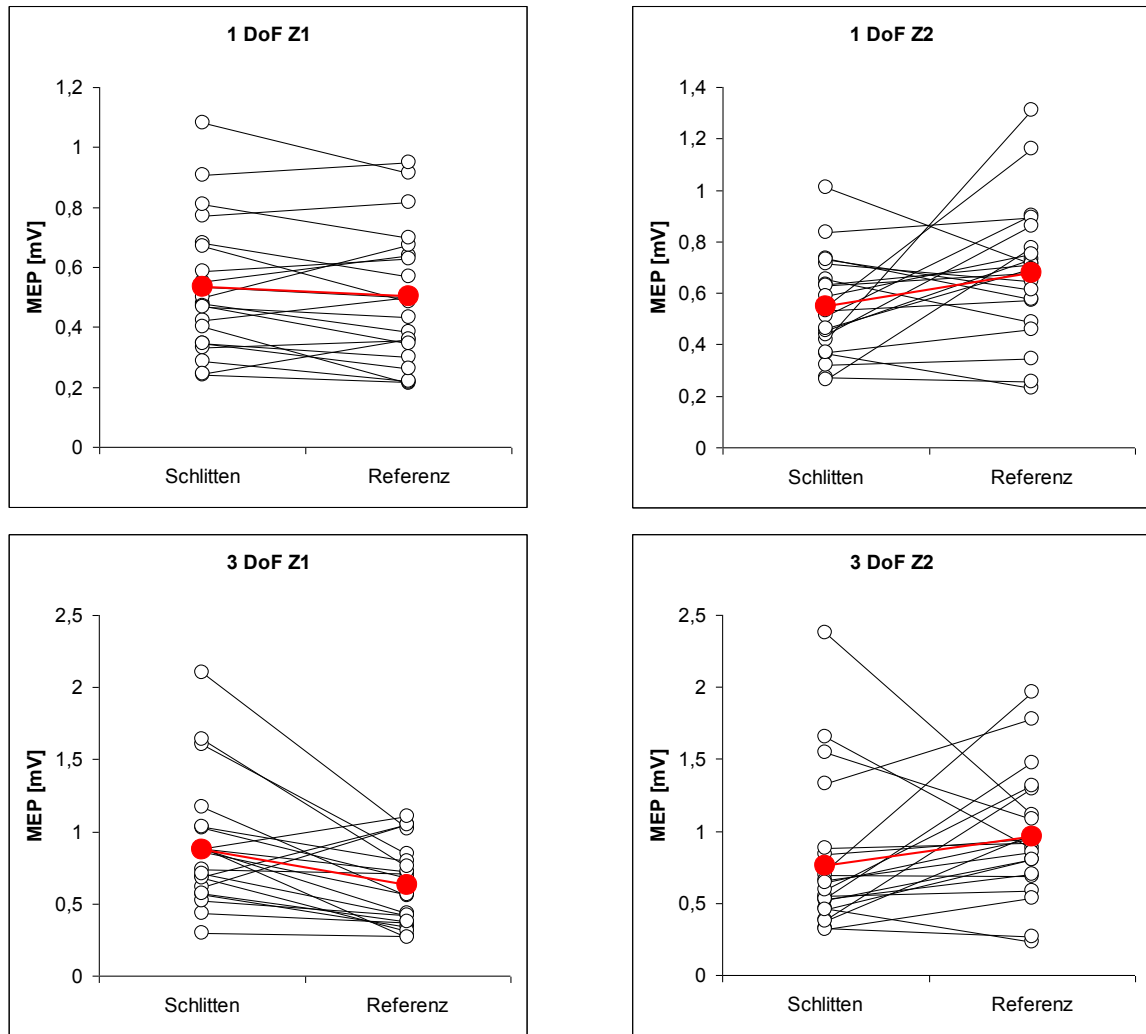


Abb. 67: Entwicklung der MEP-Amplituden aller Probanden im Vergleich der Schlitten und der Referenzversuche. Die jeweiligen Gruppenmittelwerte sind rot gekennzeichnet. Dargestellt sind jeweils Mittelwerte aus 5 Versuchen. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen, um eine bessere Sicht auf die Daten zu ermöglichen.

Muskelaktivitäten

Da die durch die Magnetstimulation evozierten Potentiale vom Hintergrund-EMG abhängig sind, wurden die Aktivitäten des M. Soleus in einem 50 ms-Fenster vor der Stimulation erfasst. Die Entwicklungen der Soleus-Aktivitäten während der Versuche sind in Tabelle 16 dargestellt.

Die Versuche ließen zwischen den getesteten Bedingungen und Zeitpunkten einer Bedingung signifikante Unterschiede erkennen. Bei 1 DoF stiegen die Aktivitäten in dem 50-ms-Zeitfenster von 0,754 mVs (Z1) auf 1,393 mVs (Z2), bei 3 DoF von 1,232 mVs (Z1) auf 2,589 mVs (Z2) ($p < 0.01$ jeweils).

Tabelle 16: Soleus Aktivitäten unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N) während der Kraftproduktionsaufgabe und der Referenzversuche; $p_{\text{Test-Ref}}$ zeigt die Signifikanz zwischen den Aufgaben. Die statistische Überprüfung wurde mittels des t-Tests durchgeführt ($p < 0.05$). Die Daten zeigen jeweils 20 gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche.

Bedingung		Soleus-Aktivitäten [$\mu\text{V}\cdot\text{s}$]			
		Zeitpunkt			
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)	
1 DoF	Test	0,754	$\pm 0,789$	1,393	$\pm 1,116$
	Ref	0,729	$\pm 0,811$	1,367	$\pm 1,039$
$p_{\text{Test-Ref}}$		0,557		0,363	
3 DoF	Test	1,232	$\pm 0,822$	2,589	$\pm 1,562$
	Ref	1,189	$\pm 0,789$	2,529	$\pm 1,479$
$p_{\text{Test-Ref}}$		0,478		0,074	

Die ermittelten MEP-Daten der Untersuchung stehen unter direktem Einfluss der aufgezeigten Aktivitäten. Um die Auswirkungen der externen Stabilisierungsanforderungen auf die Arbeit des motorischen Systems näher charakterisieren zu können, wurden zusätzliche Referenzversuche mit vergleichbaren muskulären Aktivitäten durchgeführt (s. Methodik). Die ermittelten Daten der Muskelaktivitäten in den Referenzversuchen sind ebenfalls in Tabelle 16 dargestellt.

Die unter diesen Bedingungen ermittelten MEPs wurden in Relation zu den Test-MEPs gesetzt. Die auf diese Weise normalisierten Daten zeigen die MEPs der Schlittenversuche in Prozent der Referenz-MEPs. Diese Vorgehensweise bezeichnen Schubert et al. (1997) als Messung des Netto-Effekts (NE) der Stimulation. Veränderungen des Netto-Effekts erklären Modulationen, welche nicht einfach auf das Level der Motoneuronen zurückzuführen sind (ebd.).

Tabelle 17: MEP-Amplitude der Schlittenversuche normalisiert anhand der Referenzversuche des M. Soleus. Die Werte stellen gemittelte Werte aller Probanden dar. Die statistische Überprüfung erfolgte je nach Datenlage mittels des Wilcoxon Tests (W) oder des Student's t-Test (T). Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0,05$.

normalisierte MEP-Amplitude [%]				
Zeitpunkt	Bedingung			
	1 DoF		3 DoF	$p_{1-3 \text{ DoF}}$
Z1	111	± 27	156 ± 64	0,008 ^T
Z2	89	± 35	90 ± 53	0,931 ^W
p_{T1-T2}	0,002 ^T		0,001 ^W	

Die Tabelle 17 gibt einen Überblick über die gefundenen Entwicklungen dieser Untersuchung. Die Normalisierung der MEPs anhand der Referenzversuche zeigt, dass zwischen den Zeitpunkten der Bedingungen deutliche Unterschiede existieren. Bei 1 DoF zeigt sich bei Z1 eine leichte Erhöhung auf 111%, welche bei Z2 auf 89% fällt. Die Differenz des NE zwischen Z1 und Z2 kann auf 22% beziffert werden und ist mit $p = 0,002$ (t-Test) signifikant. Die Bedingung 3 DoF zeigte bei Z1 signifikante Unterschiede im Vergleich zu 1 DoF Z1 als auch zu 3 DoF Z2. Der NE beträgt in dieser Phase 156%. Bei 3 DoF Z2 fällt die normalisierte MEP-Amplitude auf 90%. Der Abfall des NE von 66% zwischen den Phasen zeigte sich zudem mit einem p-Wert beim Wilcoxon-Test von $< 0,001$ als hochsignifikant.

Die Abbildung 68 visualisiert die Daten. Die 100%-Marke stellt die Größe der ermittelten Referenzversuche dar. Die sich ergebenden Abweichungen können als Einstellungen des motorischen Systems auf die spezielle Schlittenbewegung angesehen werden.

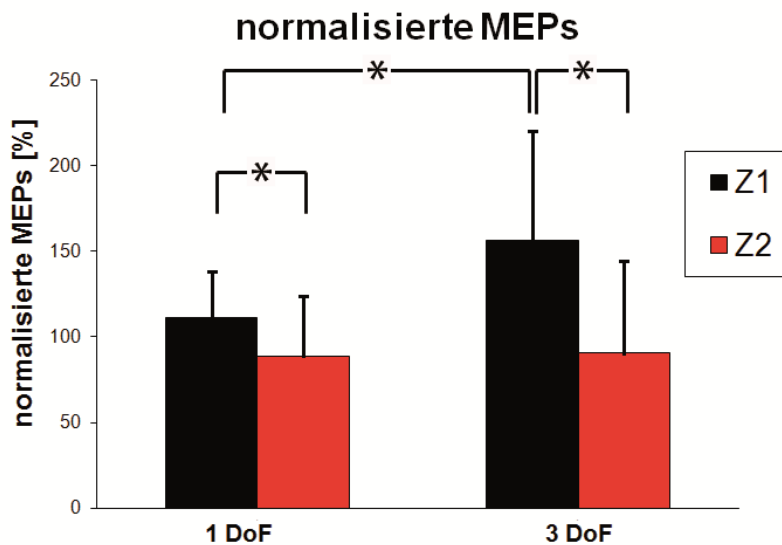


Abb. 68: Übersicht über die Veränderungen der Soleus-MEPs im Verhältnis der Test- zu den Referenzversuchen (=NE; Netto-Effekt der Stimulation). 100% entsprechen den Referenzversuchen. Die Balken zeigen die sich ergebenden Abweichungen in Prozent. Die Signifikanz der Unterschiede wurden durch den Wilcoxon Test oder Student's t-Test bewertet und sind mit '*' gekennzeichnet ($p < 0,05$). Die Balken repräsentieren Mittelwerte \pm Standardabweichung.

7.4.1.2. M. tibialis anterior

Der M. tibialis anterior gilt als Gegenspieler des M. soleus. Der pyramidale Trakt besitzt zudem einen privilegierten Input zum Flexorsystem des spinalen Netzwerkes (Drew et al., 1991). Auch die Stärke der kortikomotoneuronalen Verbindungen ist deutlich höher als beim M. soleus (Bawa et al., 2000).

In Abbildung 69 sind exemplarisch die Verlaufskurven der MEPs des TA bei beiden Bedingungen (1 und 3 DoF) und zu beiden Zeitpunkten eines Probanden aufgezeigt. Die Tabelle 18 macht die Entwicklungen der MEP-Amplituden des Tibialis in Abhängigkeit der wirkenden Bedingungen deutlich.

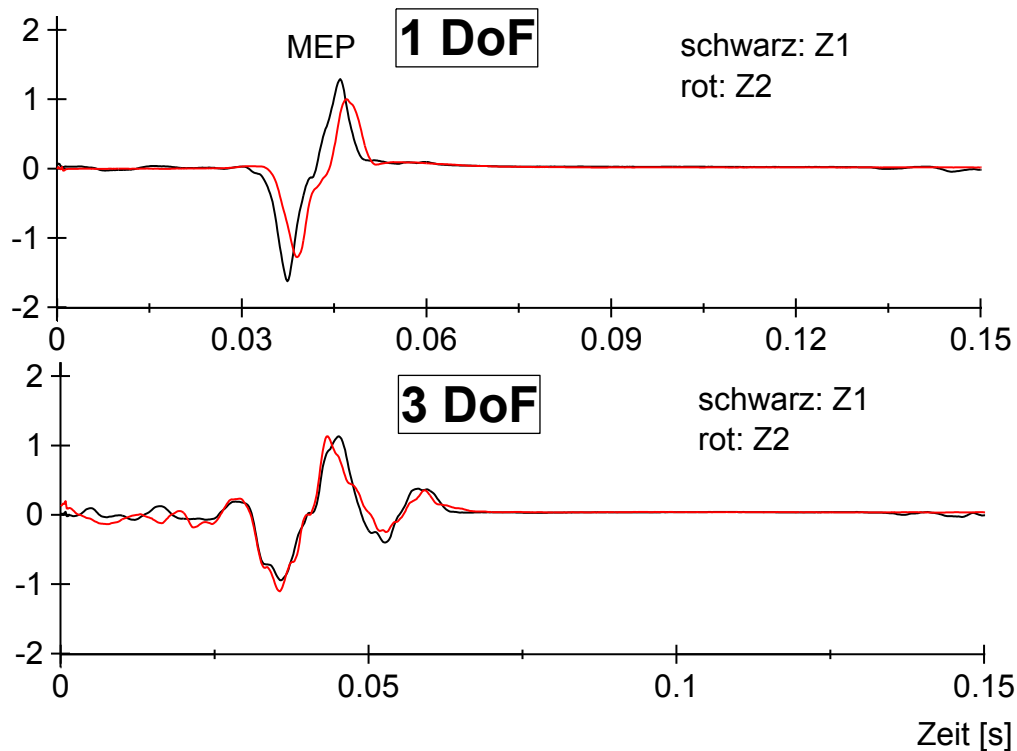


Abb. 69: gemittelte Verlaufskurven des M. tibialis anterior zum Zeitpunkt der Stimulation. Der magnetische Impuls wurde bei 0 s appliziert. Die Kurven sind gemittelte Rohdaten über jeweils 5 Versuche eines Probanden.

Tabelle 18: Tibialis MEPs der Referenz- (Ref) und Schlittenversuche (Test) unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N); p_{Z1-Z2} zeigt die Signifikanz zwischen den verschiedenen Zeitpunkten, p_{1-3} DoF ist die Signifikanz zwischen den Bedingungen zu einem Zeitpunkt. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0,05$. Als Test wurde der Wilcoxon Test genutzt. Die Daten zeigen jeweils gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche \pm Standardabweichung.

Bedingung		Tibialis MEPs [mV]				
		Zeitpunkt				
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)		
1 DoF	Test	2,432	±1,395	2,119	±1,233	0,019
	Ref	1,755	±0,885	1,874	±0,996	0,681
p _{Test-Ref}		0,004		0,263		
3 DoF	Test	2,58	±1,288	2,532	±1,329	0,279
	Ref	2,199	±0,936	2,365	±0,942	0,062
p _{Test-Ref}		0,033		0,709		

Die Daten belegen signifikante Unterschiede bei 1 DoF zwischen Z1 und Z2, jedoch nicht bei 3 DoF im Vergleich der Phasen. Trotz fehlender Signifikanz bei 3 DoF zeigt sich in beiden Bedingungen die Tendenz einer Depression der

MEPs bei Z2. Im Vergleich der Bedingungen weisen die MEPs bei 3 DoF leicht erhöhte Amplitudenwerte auf. Die Abbildungen 70 und 71 zeigen die Entwicklungen der Amplituden in diesen Versuchen.

Im Gegensatz zum SOL zeigen sich beim TA deutliche Amplitudensteigerungen in der 1 DoF Z1-Phase im Vergleich der Schlitten- und der Referenzversuche. Bei 3 DoF hingegen zeigt sich bei Z1 zwar eine signifikante Steigerung, welche jedoch geringer ausfällt als bei 1 DoF. Die Betrachtung der Z2-Phase offenbarte keine signifikanten Veränderungen im Vergleich der Aufgaben bei beiden mechanischen Zuständen des externen Systems.

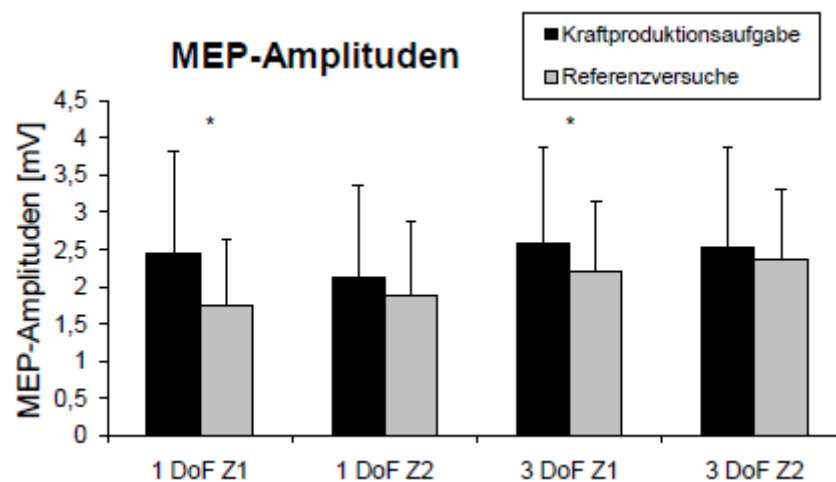


Abb. 70: MEP-Amplituden des M. tibialis anterior bei 1 & 3 DoF zu Z1 und Z2. Die Daten sind gemittelt über 21 Probanden á 5 Versuche und die Fehlerbalken zeigen Standardabweichungen. Signifikante Unterschiede wurde durch den Wilcoxon Test beurteilt und sind mit '*' gekennzeichnet ($p < 0,05$).

Die Abbildung 71 verdeutlicht zudem die Entwicklungen der Amplituden der einzelnen Probanden, jeweils gemittelt über fünf Versuche. Rot gekennzeichnet sind die Amplitudenmittelwerte aller Probanden.

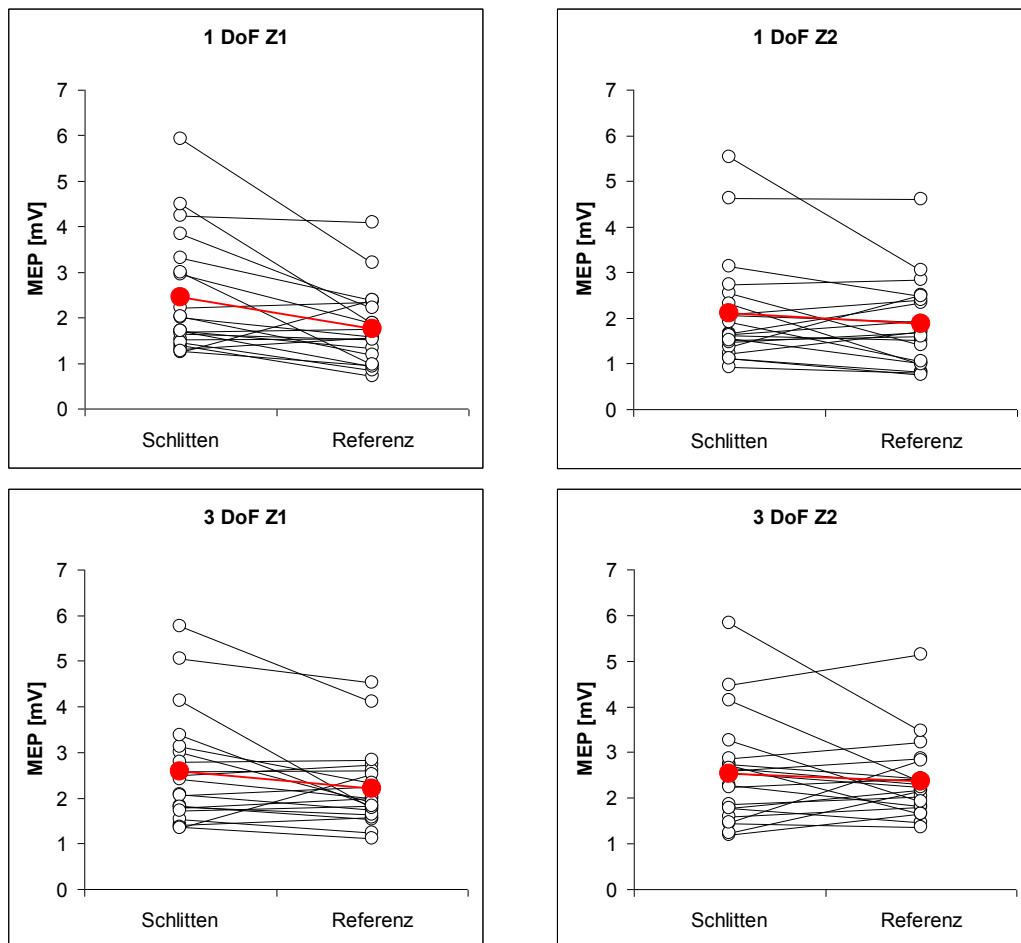


Abb. 71: Entwicklung der MEPs des TA aller Probanden im Vergleich der Schlitten und der Referenzversuche. Die jeweiligen Gruppenmittelwerte sind rot gekennzeichnet. Dargestellt sind jeweils Mittelwerte aus 5 Versuchen

Muskelaktivitäten

Die evozierten Potentiale des TA zeigen über alle Probanden nur geringfügige Unterschiede (s. Tabelle 18), welche jedoch nur bei zwei der vier Bedingungen eine statistische Signifikanz im direkten Vergleich erreichen. Die den einzelnen Phasen und Bedingungen zu Grunde liegenden Muskelaktivitäten unterscheiden sich jedoch. Dazu wurden wie beim M. soleus in einem Zeitfenster 50 ms vor dem magnetischen Impuls die Muskelaktivitäten gemessen. Die Aktivitäten sind in Tabelle 19 aufgeführt.

Tabelle 19: TA-Aktivitäten unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N) während der Kraftproduktionsaufgabe und der Referenzversuche; $p_{\text{Test-Ref}}$ zeigt die Signifikanz zwischen den Aufgaben. Die statistische Überprüfung wurde mittels des t-Tests durchgeführt ($p < 0.05$). Die Daten zeigen jeweils 20 gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche.

Bedingung		Tibialis-Aktivitäten [$\mu\text{V}\cdot\text{s}$]			
		Zeitpunkt			
		Z1 (100 N)		Z2 (400 N)	
1 DoF	Test	3,434	$\pm 3,099$	3,912	$\pm 2,963$
	Ref	3,43	$\pm 3,11$	3,902	$\pm 2,955$
$p_{\text{Test-Ref}}$		0,556		0,232	
3 DoF	Test	7,523	$\pm 4,267$	8,775	$\pm 3,821$
	Ref	7,491	$\pm 4,285$	8,678	$\pm 3,759$
$p_{\text{Test-Ref}}$		0,181		0,123	

Die Daten zeigen, dass in den Referenzversuchen keine signifikanten Veränderungen in Bezug zu den Schlittenversuchen auszumachen waren. Der Vergleich der MEP-Amplituden zwischen den beiden Aufgaben ermöglicht somit eine nähere Bestimmung des Effekts der Schlittenbewegung an sich. Die Tabelle 20 macht die gefundenen Relationen dieser Untersuchung deutlich. Die Daten stellen die Veränderungen der anhand der Referenzversuche normalisierten MEPs der Kraftproduktionsaufgabe dar.

Tabelle 20: MEP-Amplitude der Schlittenversuche normalisiert anhand der Referenzversuche des M. tibialis. Die Werte stellen gemittelte Werte aller Probanden \pm Standardabweichung dar. Die statistische Überprüfung erfolgte mittels des Student's t-Tests. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0,05$.

normalisierte MEP-Amplitude [%]				
Zeitpunkt	Bedingung			
	1 DoF		3 DoF	$p_{1-3 \text{ DoF}}$
Z1	152	± 60	123 ± 39	0,008
Z2	132	± 54	111 ± 39	0,049
p_{T1-T2}	0,095		0,061	

Die MEPs bei ähnlichen Muskelaktivitäten zwischen den Aufgaben zeigen z.T. deutliche Modifikationen. Die Bedingung 1 DoF zeigt in der initialen Phase (Z1)

um 29% höhere normalisierte Amplituden im Vergleich zu 3 DoF Z1 (t-Test: $p=0,008$) und 20% erhöhte Werte bei 1 DoF Z2, wobei jedoch der letzte Vergleich bei einem α -Level von 0,05 keine statistische Signifikanz erreichte ($p=0,095$). Der Vergleich der Phasen innerhalb der 3 DoF-Bedingung zeigte ebenfalls die Tendenz eines Abfalls bei Z2 (-12%), jedoch zeigte sich auch hier keine statistische Signifikanz bei einem α -Level von 0,05 ($p=0,061$). Der Vergleich von Z2 zwischen den mechanischen Zuständen des externen Systems (1 vs. 3 DoF) erwies sich hingegen mit -21% und $p=0,049$ als signifikant. Die Abbildung 72 fasst die gefundenen Ergebnisse nochmals zusammen.

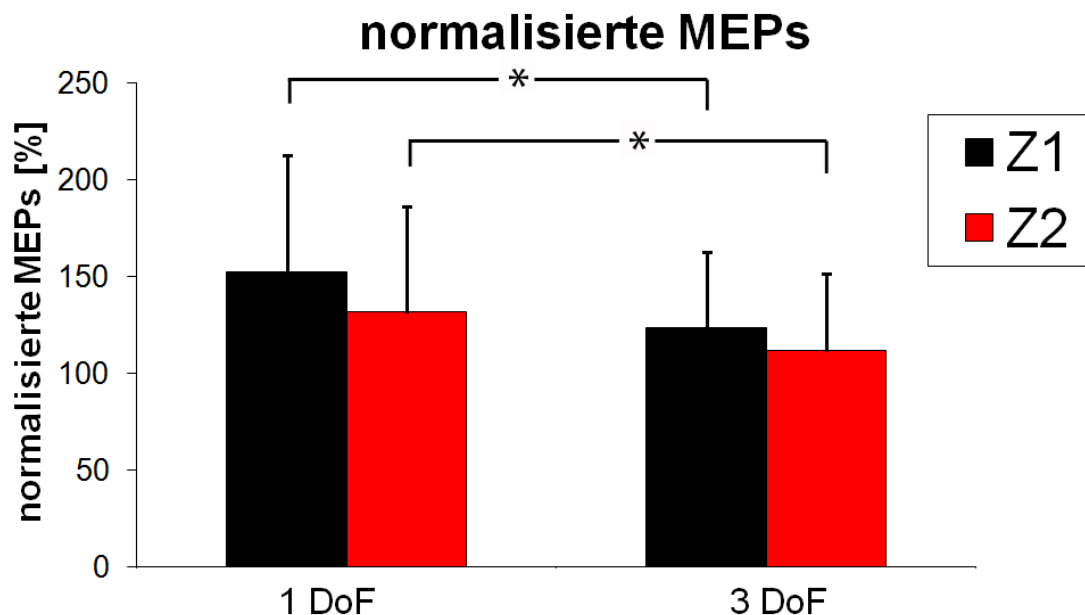


Abb. 72: Übersicht über die Veränderungen der TA-MEPs im Verhältnis der Test- zu den Referenzversuchen. 100% entsprechen den Referenzversuchen. Die Balken zeigen die sich ergebenden Abweichungen im Mittel \pm Standardabweichung in Prozent. Signifikante Unterschiede sind mit '*' gekennzeichnet ($p<0,05$).

7.4.2. Silent Period

Die postexzitatorische Innervationsstille (silent Period; SP) ist durch eine Unterbrechung der Aktivität im EMG charakterisiert (s. Methodik). Auf dieser Grundlage wurde unter den verschiedenen Bedingungen und den Zeitpunkten die Dauer der 'silent period' (SP) ermittelt.

Die Tabelle 21 gibt einen Überblick über die Veränderungen während der Versuche beim M. Soleus.

Tabelle 21: Silent Period des M. soleus unter den verschiedenen Bedingungen (1 & 3 DoF) und zu den verschiedenen Zeitpunkten (Z1= 100 N; Z2= 400 N); p_{Z1-Z2} zeigt die Signifikanz zwischen den verschiedenen Zeitpunkten, $p_{1-3 \text{ DoF}}$ ist die Signifikanz zwischen den Bedingungen zu einem Zeitpunkt. Die statistische Analyse erfolgte mittels des Student's t-Tests. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0,05$. Die Daten zeigen jeweils gemittelte Werte von 21 Probanden á 5 Versuche.

Bedingung	SOL-Silent Period [ms]				
	Zeitpunkt				
	Z1 (100 N)		Z2 (400 N)		
1 DoF	175,3	±55,9	185,9	±60,1	<0,001
3 DoF	173,4	±53,3	185,4	±51,9	<0,001
p1-3 DoF	0,376		0,777		

Die Untersuchung belegt signifikante Änderungen zwischen den Zeitpunkten einer Bedingung, jedoch nicht zwischen den Bedingungen zu einem Zeitpunkt. Bei 1 DoF stieg die Dauer der SP von 175,3 ms bei Z1 um 10,6 ms auf 185,9 ms bei Z2, bei einer Signifikanz von $p < 0,001$. Mit einem p-Wert von $< 0,001$ zeigte sich der Unterschied von 12 ms im Vergleich von Z1 und Z2 bei 3 DoF.

Die Abbildung 73 visualisiert die in der Tabelle aufgezeigten Entwicklungen über alle Probanden nochmals. Abbildung 74 gibt zudem einen Überblick, wie sich die SP im EMG darstellte.

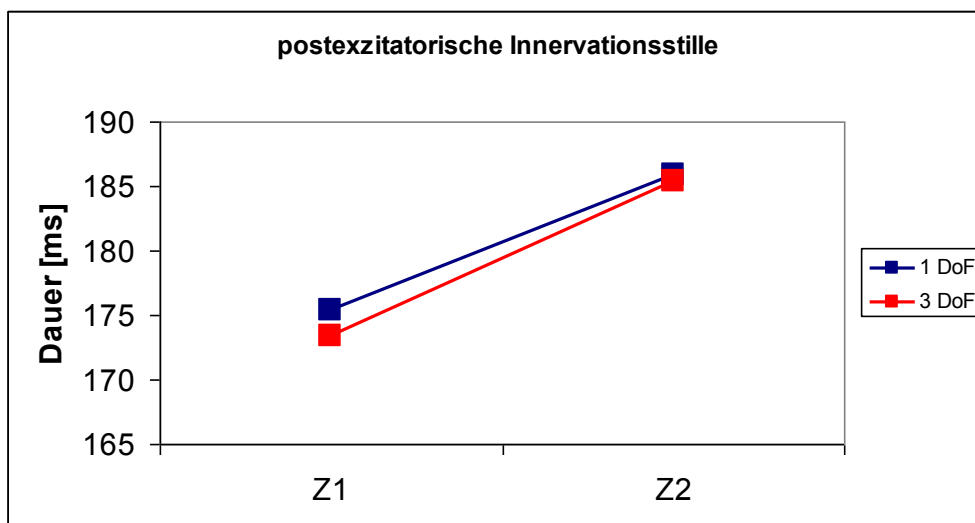


Abb. 73: Veränderungen der postexzitatorischen Innervationsstille im EMG in Abhängigkeit von den Phasen und der Bedingungen.

Im Vergleich der Zeitpunkte einer Bedingung bestätigt sich nochmals die Verlängerung der SP bei Z2. Die Abbildung 74 zeigt in diesem Zusammenhang repräsentative Daten eines Probanden als gemittelte Verlaufskurven aus fünf Versuchen. Die Pfeile zeigen die Dauer der SP vom Stimulus-Artefakt im EMG bis zum erneuten Ansatz des EMGs (s. Methodik).

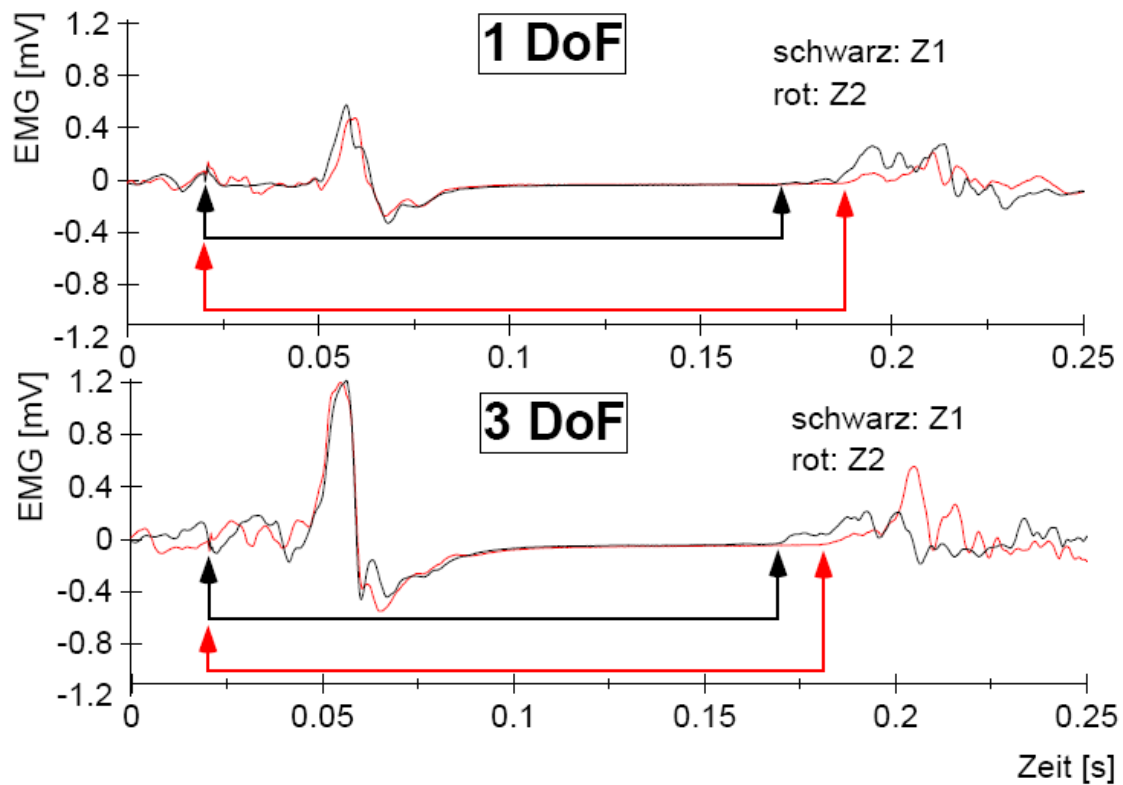


Abb. 74: repräsentative Verlaufskurven des M. Soleus bei der Stimulation in einem 250 ms Zeitintervall. Die Daten sind gemittelt aus dem Roh-EMG (je 5 Versuche) eines Probanden. Die roten und schwarzen Pfeile kennzeichnen den Beginn und das Ende der SP. Die aufgezeigten Tendenzen spiegeln sich in der Tabelle 18 wider.

Kapitel 8

8. Diskussion der Ergebnisse

Die vorliegende Arbeit ging der Frage nach, welchen Einfluss die Änderung der mechanischen Interaktionsbedingungen auf die neuromuskuläre Kontrolle bei der Stabilisierung des Sprunggelenks während einer ballistischen Kraftproduktionsaufgabe besitzt. Zur Abschätzung der Veränderungen wurde die Bewegungsaufgabe im gesamten zeitlichen Verlauf (s. Methodik), sowie zu zwei definierten Zeitpunkten (Z1 & Z2) untersucht. Die Stabilität der Interaktion wurde durch eine veränderte Fußauflage (als Angriffspunkt der Kraft auf das externe System) modifiziert, sodass die Bewegung unter dem Einfluss von 1 oder 3 Freiheitsgraden (degrees of freedom; DoF) stattfand. Eine Beurteilung der Effekte dieser Veränderungen auf das motorische System sowie dessen Kontrollmechanismen erfolgte durch die Nutzung der H-Reflex-Technik (HR), transkranieller magnetischer Stimulation (TMS), dynamometrischer Daten sowie der Elektromyographie.

Die Ergebnisse dieser Studie belegen die Anpassung neuromuskulärer Kontrollmechanismen an die jeweilige Bewegungssituation bzw. –phase. Die Nutzung der Stimulationstechniken erlaubt diesbezüglich eine genauere Beurteilung der untersuchten Leitungsbahnen (HR: Ia-afferent, TMS: kortikospinal). Im Folgenden soll anhand der Ergebnisse eine Bestimmung möglicher neuronaler Mechanismen sowie deren funktionelle Bedeutung für die Bewegung erfolgen.

8.1. Ergebnisse der peripheren Elektrostimulation

Um die Modulation in den Ia-afferenten Leitungswegen zum M. Soleus bewerten zu können wurden H-Reflexmessungen bei der Bewegungsausführung in der initialen Phase (Z1) und im Verlauf der Stabilisation (Z2) durchgeführt. Die Ergebnisse der H-Reflexmessungen bei den Schlittenversuchen und die dazugehörigen Signifikanzen sind der Tabelle 10 zu entnehmen.

In der initialen Phase (Z1) der Bewegung zeigen sich signifikant höhere H-Reflex-Amplituden bei 1 DoF verglichen mit den Referenzversuchen bei glei-

cher Hintergrundaktivität ($p < 0.01$). Bei Z2 hingegen sind die Amplituden im Vergleich der Aufgaben zwar minimiert, besitzen jedoch keine statistische Signifikanz in den Unterschieden ($p = 0.305$). Betrachtet man die Schlittenversuche jeweils unterschieden nach den Freiheitsgraden, ist ein Abfall zwischen Z1 und Z2 von 0,284 mV der Amplitude bei 1 DoF auszumachen, welcher sich als signifikant erwies ($p = 0.023$). Bei 3 DoF hingegen zeigten sich nahezu gleiche Amplitudenwerte, ohne signifikante Unterschiede.

Die Hypothese 1 lautete in diesem Zusammenhang:

H1: Der H-Reflex zeigt bei einem Wechsel der Interaktionsbedingung von stabil zu instabil adaptierte Modulationen.

Die Hypothese wird durch die Daten bestätigt. Die H-Reflexe zeigen deutliche Modulationen in Abhängigkeit von der wirkenden Bedingung und der Phase. Die Berechnung der synaptischen Effektivität (SE) verdeutlichte zusätzlich, dass gravierende Unterschiede zwischen den Bedingungen und den Phasen der Bewegung auszumachen sind.

Die Unterhypothese H1a zielte in diesem Zusammenhang auf einen direkten Vergleich der Bedingungen und lautete:

H1a: Wenn die Bewegung unter erhöhter Instabilität ausgeführt wird, dann verringert sich die Amplitude des H-Reflexes

Angesichts der deutlich reduzierten H-Reflex-Amplituden bei 3 DoF im Vergleich zu 1 DoF sowie der signifikanten Unterschiede der SE (s. Abb. 63) wird die Hypothese angenommen.

8.1.1. Modulation des H-Reflexes

Die Stabilisierung von Gelenken bei einer Bewegung geschieht aktiv auf neuromuskulärer Ebene (Kornecki et al., 2001). Dabei ist von aufgabenbezogenen Veränderungen in der Kontrolle der Muskelaktivierung auszugehen. Veränderungen in der reflektorischen Komponente spiegeln eine aktive Anpassung des zentralen Nervensystems, welche in den spinalen Reflexwegen entsteht, wider (Zehr, 2002).

Die Aufgabe in diesen Versuchen variierte in Form der wirkenden Freiheitsgradbedingungen (1 & 3 DoF). Dabei waren H-Reflexe in allen untersuchten Situationen evozierbar. Zusätzlich konnten signifikante Unterschiede zwischen den Zeitpunkten der Stimulation innerhalb einer Bedingung (Z1 oder Z2) aber auch zwischen den Bedingungen bei Betrachtung eines Zeitpunktes (1 oder 3 DoF) gefunden werden.

Aus diesen Vergleichen kann zunächst geschlossen werden, dass:

- 1) Änderungen des während der Bewegung generierten Ia-afferenten Feedbacks innerhalb einer Aufgabe existieren (phasenabhängige Anpassung) und
- 2) auch im Vergleich ähnlicher Aufgaben mit variierenden Anforderungen an die neuronale Kontrolle der Stabilisation Modulationen der Reflexbahnen anzunehmen sind (aufgabenbezogene Anpassung).
- 3) Die Präsenz von H-Reflexen in beiden untersuchten Bedingungen und Phasen zeigt, dass die Übertragung der Ia-Afferenzen zu den α -Motoneuronen einen Beitrag zur Muskelaktivität leistet (Capaday & Stein, 1987).

Im Folgenden soll zunächst auf mögliche neuronale Mechanismen eingegangen und im Anschluss die Frage der funktionalen Bedeutung geklärt werden.

8.1.2. mögliche neuronale Mechanismen

Die aufgezeigten Veränderungen der Amplituden des Soleus-HR können das Resultat verschiedener neuronaler Mechanismen sein. Im Folgenden soll auf potentiell einflussreiche Mechanismen eingegangen werden und deren Relevanz anhand der Datenlage beurteilt werden.

Die Aktivitätsmuster der untersuchten Muskulatur sind in Abbildung 52 (s. 7.1.) verdeutlicht. Die grundlegenden Muster der funktionell sich unterscheidenden Muskeln waren im Vergleich der Freiheitsgradbedingungen deutlich verändert. Als Antwort auf die jeweilige Versuchsbedingung zeigten sich individuelle Charakteristika, welche als Koordinationsleistungen des motorischen Systems zur Sicherung der Stabilität der Bewegungsaufgabe zu werten sind (Wübbenhorst & Zschorlich 2011).

Die Aktivitäten der untersuchten Muskulatur in dem gewählten 50 ms Zeitfenster vor der Stimulation reflektieren die Unterschiede im Aktivitätsniveau zum Stimulationszeitpunkt im Vergleich von 1 und 3 DoF. Die Tabelle 22 fasst die Entwicklungen nochmals zusammen.

Tabelle 22: Entwicklungen der Aktivitäten der untersuchten Muskulatur im Zeitraum von 50 ms vor der Stimulation während der Kraftproduktionsaufgabe

	Soleus [$\mu\text{V}\cdot\text{s}$]		Vastus medialis [$\mu\text{V}\cdot\text{s}$]		Tibialis [$\mu\text{V}\cdot\text{s}$]	
	Z1	Z2	Z1	Z2	Z1	Z2
1 DoF	0,621 $\pm 0,402$	1,202 $\pm 0,855$	9,51 $\pm 8,78$	15,33 $\pm 11,64$	4,05 $\pm 4,27$	4,89 $\pm 3,88$
3 DoF	1,145 $\pm 0,604$	2,473 $\pm 1,309$	9,49 $\pm 9,98$	17,97 $\pm 13,28$	9,07 $\pm 5,38$	12,56 $\pm 6,46$

Der H-Reflex wurde in diesen Versuchen während einer aktiven Kraftproduktion am Bewegungsschlitten oder in isolierter Plantarflexion in den Referenzversuchen evoziert. Die unterschiedlichen Zustände des externen Systems (1 & 3 DoF) bedingten im Vergleich der Freiheitsgrade variierende Aktivitätsniveaus. Diese kontextspezifischen Einstellungen des motorischen Systems auf die Bewegungsaufgabe manifestieren sich in dieser Untersuchung in den veränderten Amplitudenwerten der H-Reflexe im Vergleich der Aufgaben (Kraftproduktion vs. Referenz) bei gleichen Leveln der Hintergrundaktivität. Da in diesen Versuchen die M-Welle als Mittel zur Aufrechterhaltung der Stimulationskonstanz genutzt wurde, sind die Veränderungen nicht auf die Stimulation selbst zurückzuführen. Vielmehr wird bei konstanten Stimulationsbedingungen angenommen, dass die Amplitude des H-Reflexes von der Erregbarkeit der α -Motoneuronen sowie der Wirkung zentraler Mechanismen (z.B. präsynaptische Inhibition) abhängt (Capaday & Stein, 1986; Capaday, 1997; Pierrot-Deseilligny, 1997). Variationen der H-Reflex-Amplitude folgen daher unter gewissen Bedingungen denen der α -Motoneuronen-Erregbarkeit (ebd.). Unter diesen Voraussetzungen konnte in früheren Studien gezeigt werden, dass die Amplitude des H-Reflexes in Abhängigkeit vom Aktivierungslevel des Motoneuronenpools des untersuchten Muskels ansteigt. Diesen Zusammenhang unterstrichen Burke et al. (1989) bei Untersuchungen an oberen (M. flexor carpi radialis) und unteren Extremitä-

ten (M. soleus) und wiesen eine Erhöhung der H-Reflex-Amplitude mit dem Level der Kontraktion nach (s. auch Capaday und Stein, 1986; Edamura et al., 1991; Capaday und Stein, 1987).

Shefchyk et al. (1984) schilderten diesen Mechanismus als Depolarisierung der α -Motoneuronen bei geringer postsynaptischer Inhibition, mit lediglich geringfügiger Beeinflussung des Widerstands des Zellkörpers. Angesichts veränderter H-Reflex-Amplituden mit dem Level des EMGs ergänzen Capaday und Stein (1986), dass das EPSP der primären Spindelrezeptoren (Ia-Fasern) in ihren Untersuchungen als relativ konstant angenommen werden könnte⁹ und die Größe des H-Reflexes somit das Ausmaß der willkürlich aktivierten α -Motoneurone reflektiere. Basierend auf den gezeigten Erhöhungen muskulärer Aktivitätsniveaus zum Zeitpunkt der Stimulation im Vergleich der Bedingungen wären erhöhte H-Reflex-Amplituden auch in diesen Versuchen zu erwarten.

Die Betrachtung der Amplitudenentwicklungen der Referenzversuche (Abb. 62) zeigt im Vergleich der experimentellen Bedingungen eine Erhöhung mit der Zunahme der Aktivität des SOL. Die Verhältnisse der H-Reflex-Amplitude zur EMG-Aktivität während der Schlittenbewegung offenbaren hingegen teilweise deutliche Abweichungen (Abb. 62). Das Ausmaß der Unterschiede zwischen den Aufgaben (Schlittenversuche vs. Referenz), den Versuchsbedingungen (1 vs. 3 DoF) und den Phasen (Z1 vs. Z2), dokumentiert anhand veränderter Beziehungen zwischen HR-Amplitude (in Abb. 64 in % der maximalen M-Welle M_{max}) und der Hintergrundaktivität (in Abb. 64 in % der MVC) erwies sich als kontextspezifisch. Die jeweiligen Charakteristika der Amplitudenentwicklungen sind als Ausdruck der Regulation reflexiven Feedbacks für die Kontrolle der variierenden Umweltbedingungen aufzufassen. Die Koppelung der HR-Amplitude an den Level der Hintergrundaktivität variierte jedoch deutlich im Vergleich der Bedingungen (Abb. 64).

An dieser Stelle muss darauf hingewiesen werden, dass die Ansicht, der H-Reflex reflektiere die Erregbarkeit der α -Motoneurone, weit verbreitet, jedoch ernsthaft fehlerbehaftet ist (Capaday, 1997). Die Erregbarkeit der Motoneurone ist eine intrinsische Eigenschaft, welche von der Membranleitfähigkeit, dem

⁹ Es muss darauf hingewiesen werden, dass diese Untersuchung keine Aussagen über die Entwicklung der Ia-Rezeptoren-EPSPs machen kann. Die Erklärung dient dem näheren Verständnis möglicher Ursachen veränderter Reflexamplituden.

Membranpotential relativ zur Schwelle und der Präsenz von Neuromodulatoren abhängt (Reckling et al., 2000; Kiehn, 1991). Die intrinsische Erregbarkeit der α -Motoneurone ist jedoch nicht der einzige Faktor, der in den Output des Motoneuronenpools involviert ist (Capaday, 1997). Rudomin (1990) benannte die synaptische Übertragung an den Ia-afferenten Endungen (‘terminals’) als Faktor und erklärte, dass präsynaptische hemmende Mechanismen diese Übertragungen kontrollieren. Dieser Punkt wird im Verlauf dieser Ausführungen noch näher behandelt werden.

Auch die Referenzversuche sind nicht als gänzlich unbeeinflusst zu verstehen. Dennoch charakterisieren sie das Verhalten der H-Reflex-Amplitude ohne den Einfluss der Schlittenbewegung. Die sich ergebenden Veränderungen im Vergleich zu den Schlittenversuchen sind daher als Einstellungen des motorischen Systems im Zuge der Bewegungsumsetzung aufzufassen. Zudem wird bei den Referenzversuchen durch die abverlangte isometrische Muskelarbeit die Leistung vorrangig auf der intramuskulären Ebene (Nerv-Muskel-Zusammenspiel des M. Soleus innerhalb der Bewegungsaufgabe) erbracht, während die Schlittenversuche kombinierte Aktionen in Form intermuskulärer Koordinationsleistungen (Wübbenhorst & Zschorlich 2011) bedingen und damit differentielle Effekte auf die H-Reflexe implizieren.

Die parallele Modulation der H-Reflexe mit dem Hintergrund-EMG wurde in vielen Untersuchungen nachgewiesen (z.B. Burke et al., 1989; Morita et al., 2001; Taube et al., 2008). Hohe Korrelationen mit der Hintergrundaktivität zeigten sich jedoch vorrangig bei schwachen Kontraktionsleveln und verschwanden nahezu bei höherem Niveau (Taube et al., 2008; Löscher et al., 1996).

In Analogie zu diesen Ergebnissen ist bei näherer Betrachtung der Abbildung 64 zu erkennen, dass in den Referenzversuchen die Situation mit den höchsten Muskelaktivitäten den geringsten Anstieg der Regressionsgeraden besitzt (Abb. 64 d). Der y-Abschnitt der Regression wies in dieser Phase jedoch auch die höchsten Werte im Vergleich aller Bedingungen auf, was auf das erhöhte Erregbarkeitsniveau des α -Motoneuronenpools in dieser Phase zurück zu führen ist.

Eine Linearität im Anstieg der H-Reflex-Amplitude mit der Zahl rekrutierter Motoneurone konnte in einigen Untersuchungen bis zu 50% der maximalen willkür-

lichen Kontraktionskraft gezeigt werden (Zehr, 2002). Über dieses Level hinaus kam es entweder zu einer Plateaubildung oder zu einer Reduktion der Amplitude (Löscher, 1996).

In den eigenen Versuchen mit 1 DoF waren zusätzlich bei Z1 größere H-Reflex-Amplituden in den Schlittenversuchen im Vergleich zu den Referenzversuchen zu verzeichnen. Die Versuche mit der instabilen Platte (3 DoF) erbrachten im Mittel entweder gleiche (bei Z1; Abb. 64 c) oder deutlich geringere Amplituden der H-Reflexe (bei Z2; Abb. 64 d) als in den Referenzversuchen.

Der Fakt, dass in dieser Untersuchung die H-Reflex-Amplitude in den Schlittenversuchen nicht konstant den Entwicklungen der EMG-Amplitude folgte, und deutliche Abweichungen von der willkürlichen Kontraktionsaufgabe zeigt, lässt vermuten, dass **nicht nur das Erregungslevel des α -Motoneuronenpools** allein diese Prozesse bestimmt. Diese Annahme wird gestützt, da Änderungen im HR auftraten, obwohl die Aufgaben (Schlittenbewegung und Referenzversuche) auf der Grundlage gleicher Hintergrund-EMGs verglichen wurden und die Versuchsbedingungen (1 und 3 DoF) normalisiert wurden, um den Effekt verschiedener Aktivitätsniveaus auszuschalten. Es ist daher begründet anzunehmen, dass die Modulation vorrangig bei der Übertragung der Ia-Afferenzen auf den motoneuronalen Pool stattfindet. In Abhängigkeit von der jeweiligen Situation (was besonders bei 3 DoF auszumachen war) negieren inhibierende Einflüsse die fazilitierende Wirkung eines steigenden Hintergrund-EMGs im Vergleich der Aufgaben (Izumi et al., 2001).

8.1.2.1. Fazilitierung der H-Reflexamplitude

Dennoch sei nochmals auf die deutlich fazilitierten H-Reflexe bei 1 DoF Z1 hingewiesen. Die größeren H-Reflexe können entstehen, wenn erregende Inputs zu den Motoneuronen aktiv werden und hemmende Inputs inaktiv oder deutlich verringert sind (Capaday und Stein, 1986), was durch die beschriebene Abhängigkeit der H-Reflexe von modulierenden Einflüssen zu erklären ist. Für die deutlich höheren Amplituden während der Kraftproduktionsaufgabe bei 1 DoF Z1 im Vergleich zu den Referenzversuchen ist es begründet anzunehmen, dass erregende Inputs verantwortlich sind.

Als eine mögliche Quelle exzitatorischer Einflussnahme gelten u.a. heteronyme Fazilitierungseffekte der Afferenzen der Quadrizeps-Muskulatur auf die Exzitabilität des Motoneuronenpools des M. soleus (Goulart & Valls-Solé, 2001). Mao et al. (1984) konnten zeigen, dass heteronyme Fazilitierungseffekte zwischen dem Soleus und dem M. vastus medialis bestehen. Darüber hinaus fanden Meunier et al. (1990), dass bei Stimulation des femoralen Nervens heteronym induzierte Exzitationseffekte in der ‚firing probability‘ der motorischen Einheiten der Flexoren (Tibialis) als auch der Extensoren (Soleus) auftraten. Diese Effekte ließen sich auch bei alleiniger Stimulation des innervierenden Nervens des M. vastus lateralis nachweisen. Betrachtet man die Entwicklungen der Aktivität des Vertreters der vastus-Gruppe in der vorliegenden Untersuchung (s. Abb. 52), so zeigt sich in beiden Bedingungen (1 und 3 DoF) jeweils ein Anstieg der Vastus-Aktivität, welcher simultan mit einer erhöhten Aktivität der untersuchten fußgelenkumspannenden Muskulatur einhergeht. Das durch die Bewegung erzeugte afferente Feedback in den Muskeln kann daher regulierend einwirken. Mit Hinblick auf die Muster der Koaktivität steht zu vermuten, dass heteronyme fazilitierende Effekte auf den Motoneuron-Pool des M. soleus bei der Schlittenbewegung wirken, welche nur marginal durch hemmende Mechanismen bei 1 DoF Z1 beeinflusst werden. Die heteronym fazilitierenden Effekte auf die Soleus-Motoneurone würden die gefundenen hohen Amplituden der H-Reflexe bei 1 DoF Z1 erklären. Da die Referenzversuche nicht durch diese Effekte beeinflusst waren, zeigten sich demzufolge geringere Amplituden bei gleicher Hintergrundaktivität. Meunier et al. (1990) bemerkten dazu:

„In this connection, one can note that, in man, the quadriceps can be a synergist of either the tibialis anterior or the soleus, depending on the motor task.“

Um funktionelle Beeinträchtigungen durch simultan erregende Effekte auf die Flexoren (TA) und Extensoren (SOL) zu verhindern, kann die rekurrente Hemmung, welche ähnliche symmetrische Aufteilungen zwischen den funktionellen Muskelgruppen (Extensoren und Flexoren) des Fußgelenks besitzt, modulierend einwirken (ebd.) Die Aufgabe dieses Mechanismus bestünde dann darin, den jeweiligen Muskel, der kein Synergist des Quadrizeps in der entsprechenden Aufgabe ist, zu hemmen. Dies setzt eine adäquate Kontrolle der rekurrent

hemmenden Bahnen zu den Extensor- oder Flexor-Motoneuronen voraus (ebd.).

Entsprechend der Datenlage dieses Experiments erscheint der Soleus als Synergist des Quadrizeps, was sich in deutlich erhöhten H-Reflex-Amplituden bei der Schlittenbewegung aber nicht bei den Referenzversuchen bei 1 DoF Z1 äußert.

Riedo und Rüegg (1987) nannten verallgemeinernd zwei alternative Möglichkeiten für mögliche bahnende Effekte. Zum einen gelten alle Mechanismen, welche die Motoneuronen näher an die Feuerungsschwelle bringen, als Einfluss. Da der H-Reflex von der Aktivität der Motoneurone abhängt, wäre die Fazilitierung bei 1 DoF Z1 in Folge solcher Einflüsse möglich, wobei die Sensibilität bei geringen Leveln der Erregung am größten ist (ebd.). Die über schnellleitende kortikospinale Fasern gesendeten Entladungen von Neuronen des pyramidalen Traktes können auf die Motoneurone in dieser Phase treffen und eine Erregung bewirken (ebd.). Eine unterschwellige Summation am Motoneuron hätte dann einen fazilitierenden Effekt auf den H-Reflex (ebd.). Gleiches vermuteten auch Ung et al. (2005). Die Autoren bemerkten:

„We hypothesized that activity in the corticospinal tract (CST) ... depolarizes the soleus α -motoneurons subliminally and thus brings them closer to threshold.”

Eine erhöhte postsynaptische Exzitabilität des motoneuronalen Pools, induziert durch den Beitrag des kortikospinalen Traktes, könnte in diesem Zusammenhang eine fazilitierende Wirkung auf den H-Reflex besitzen (ebd.).

Da die Basis der Bewegungsaufgabe unter den entsprechenden Bedingungen (1 und 3 DoF) jeweils eine willkürliche, intrinsische Bewegungsinitiierung umfasste, wären solche Effekte in beiden Stabilisierungssituationen wahrscheinlich (wenn auch spezifisch auf die jeweilige Bedingung abgestimmt). Studien, die Erhöhungen von motorisch evozierten Potentialen (MEPs) vor der Bewegungsumsetzung nachwiesen, bestätigen derartige mögliche Effekte (Starr et al., 1988; Rossini et al., 1988). Dementsprechend konnten die fazilitierenden Effekte nur in der Anfangsphase der Schlittenbewegung nachgewiesen werden, in welcher sich summierende postsynaptische Einflüsse am motoneuronalen Pool des Soleus zu erwarten sind. Auch die Tatsache, dass die MEPs der TMS keine

Inhibition (bei 3 DoF Z1 sogar eine deutliche Fazilitierung) erfahren, stützt die Annahme möglicher Beiträge kortikospinaler Bahnen an der Fazilitierung des H-Reflexes. Diese Vermutungen implizieren die Wirkung antizipatorischer Stellmechanismen für die Koordination der Bewegung. Diese Möglichkeit wird im Verlauf der Diskussion noch näher behandelt werden.

Als zweite Alternative benannten Riedo und Rüegg (1987) die Wirkung der Mechanismen, die den erregenden Effekt eines Ia afferenten Volleys modulieren. Wie bereits angesprochen wäre die präsynaptische Inhibition (PSI) bei der Gewichtung des Beitrags dieser Einflüsse als entscheidend anzunehmen (ebd.; Ung et al., 2005).

8.1.2.2. Synaptische Effektivität

Die hier dargestellten Messungen des H-Reflexes zeigen deutliche Modulationen in Abhängigkeit von der Bedingung (1 oder 3 DoF) und der Phase (Z1 oder Z2). Die zustandsabhängige Modulation ist jedoch weitgehend unabhängig vom Level des α -Motoneuronenpools (s. oben). Der Vergleich der Referenzversuche bei vergleichbaren Leveln der Aktivität mit den Schlittenversuchen bestätigt diese Tendenzen. Die Abbildung 63 dokumentiert die normalisierte H-Reflex-Amplitude zu den gemessenen Zeitpunkten im Vergleich der Bedingungen. In dieser Untersuchung war das zugrunde liegende Level der Aktivierung bei den Versuchen auf dem Schlitten und bei der Willkürkontraktion der Referenzversuche vergleichbar (kontrolliert durch die iEMG-Werte im 50 ms Zeitfenster vor dem Stimulus). Dieses Vorgehen ermöglicht einen direkten Vergleich der Aufgaben, ohne den Einfluss des Hintergrund-EMGs. Die gleichen EMG-Level zwischen den Schlitten- und Referenzversuchen resultieren jedoch aus einer unterschiedlichen Kombination von spinalen und supraspinalen Effekten (Morin et al., 1982), welche als messbares Ergebnis die Unterschiede in Abhängigkeit von der jeweiligen Situation bedingen. Der Vergleich von Aufgaben bei gleichen Leveln der Hintergrund-Aktivität gilt als Messung der synaptischen Effektivität (SE) (Capaday, 1997). In dieser Untersuchung zeigte sich, dass die SE (abgeschätzt durch den H-Reflex) **geringer während der instabilen Bedingung** im Vergleich zur stabilen Bedingung ist.

Die Betrachtung der veränderten synaptischen Effektivität zeigt eine klare aufgaben- und phasenabhängige Modulation der Schlittenbewegung. Die erhöhte Soleus-Hintergrundaktivität und der begleitende Abfall der H-Reflex-Amplitude in der instabilen Situation mit 3 DoF (s. Tab. 19) kann von Bedeutung sein, um ein mögliches Sättigungs-Phänomen des Reflexpools zu verhindern (siehe auch Edamura et al., 1991; Capaday, 1997; Capaday und Stein, 1987). In Situationen, in denen Ia-afferenter Input in entscheidender Art und Weise zur Stabilisierung der Schlittenbewegung durch den M. soleus beiträgt, kann die Prävention einer Sättigung der Reflex-Wege essentiell sein (Edamura et al., 1991; s. Punkt 8.1.3.). Über diese funktionellen Verhältnisse fände die deutlich verringerte synaptische Effektivität im Vergleich der Bedingungen und im Vergleich von Z1 und Z2 ihre Begründung (s. Abb. 74). Sinkjaer et al. (2000) schrieben dem Beitrag sensorisch afferenten Feedbacks des Soleus zu der aktuellen Muskelaktivität eine bedeutende Funktion zu:

„One possibility is that it provides a background input to spinal interneurons and motoneurons, which may be used by central motor commands to achieve an optimal activation of the muscles adjusted to the properties of the supporting surface” (ebd.).

Diese Untersuchung lässt davon ausgehen, dass insbesondere bei der Stabilisierung der 3 DoF eine vermehrt kontrollierte Innervation des M. Soleus nötig ist. Die Annahme, dass die Integration des Ia afferenten Feedbacks entscheidend zur Stabilisierung der Bewegung beiträgt, begründet die nötige Prävention von einer Sättigung des Motoneuronenpools. Zudem sind weitere funktionelle Aspekte mit der verringerten SE verbunden. Wie im Forschungsstand bereits dargestellt, zeigen Aufgaben mit gesteigertem Stabilisierungsgrad eine erhöhte Inhibition der Ia-afferenten Übertragung.

8.1.2.3. Reziproke Inhibition

Die Stabilisierung der 3 DoF erforderte beträchtliche Aufwendungen des neuromuskulären Systems im Vergleich zu 1 DoF. Diese lassen sich aus den erhöhten iEMG-Werten der untersuchten Muskulatur ableiten. Simultan mit dem Zielmuskel der elektrischen Stimulation, dem M. soleus, erhöhten sich auch die Aktivitäten des antagonistisch arbeitenden Tibialismuskels. Über das Mehr an

Muskelaktivität wurde eine Stabilitäts-Regulation erwirkt, die an die biomechanischen Anforderungen der jeweiligen Stabilisierungssituation angepasst ist (siehe u.a. Akazawa et al., 1983; Goulart & Valls-Sollé, 2001). Die Kokontraktion antagonistischer Muskeln ist einer der bekanntesten Mechanismen bei der funktionellen Gelenkstabilisierung (Smith, 1981), und ermöglicht zudem eine Regulation der reflexinduzierten Stabilität der Muskeln um ein Gelenk (Akazawa et al., 1983; Nielsen und Kagamihara, 1993). Der Anstieg der Aktivitäten der sprunggelenkumspannenden Muskulatur unterstreicht auch die stabilisierende Wirkung der Muskeln bei erhöhten Graden der Instabilität. Eine hohe Exzitabilität des motoneuronalen Pools der agonistischen als auch der antagonistischen Muskulatur ist dabei notwendig (Nielsen und Kagamihara, 1992).

Der gleichzeitige Anstieg der Muskelaktivität im Antagonisten bewirkt jedoch auch reziproke Effekte im Agonisten (Eccles, 1956). Mit den Effekten reziproker Hemmung des Soleus-H-Reflexes beschäftigten sich unter anderem Shindo et al. (1984). Sie berichteten, dass eine erhöhte reziproke Inhibition positiv mit der Stärke der Dorsalflexion (an der der M. tibialis maßgeblich beteiligt ist) korreliert. Wäre das der Fall, müsste das Soleus-EMG ebenfalls reduziert sein, da dieser Mechanismus postsynaptisch auf den Motoneuronenpool des Agonisten über Ia hemmende Interneuronen wirkt (Llewellyn et al., 1990). Capaday (1990, 1997) erklärt zudem, dass die Messung der reziproken Inhibition und der Effekte auf die laufende motorische Aktivität von postsynaptischen Effekten abhängt, welche aufgrund hyperpolarisierender Potentiale Phasen reduzierter Aktivität im Muskel produzieren.

In der vorliegenden Untersuchung wären solche Effekte in einem Abfall der EMG-Aktivität des M. soleus auszumachen. Bei Betrachtung der H-Reflex-Depression bei Z1 im Vergleich der Bedingungen ist dies in dieser Untersuchung jedoch **nicht** der Fall. Die Abb. 52 zeigt, dass die H-Reflex-Depression bei 3 DoF Z1 trotz eines Anstiegs der EMG-Amplitude des M. soleus auftrat.

Für den zweiten Stimulationspunkt Z2 ist von veränderten Voraussetzungen auszugehen. Diese Phase ist durch einen klar sichtbaren Abfall der EMG-Aktivität des M. soleus bei gleichzeitiger Peak-Aktivität des M. tibialis bei 3 DoF charakterisiert. Die Betrachtung der H-Reflex-Amplitude zeigt, dass hier die ge-

ringsten Amplitudenwerte auftraten (s. Tab. 10). Die Beteiligung eines postsynaptischen reziproken Mechanismus in dieser Phase ist daher anzunehmen. Auch die signifikant höheren Werte der synaptischen Effektivität im Vergleich der Bedingungen ($\% \Delta T - R_{3 \text{ DoF Z2}} = 80\%$ und $\% \Delta T - R_{1 \text{ DoF Z2}} = 100\%$) sprechen für die Beteiligung eines postsynaptisch wirkenden und reziprok hemmenden Einflusses des Tibialis in dieser Phase, da dessen Aktivität im Vergleich der Bedingungen deutlich erhöht ist (s. Tabelle 22). Unterdrückungen der Soleus-H-Reflex-Amplitude zusammen mit der Aktivierung des Tibialis ließen sich unter anderem bei eingelenkigen Bewegungen (Gottlieb et al., 1970), bei einer posturalen Einstellungsaufgabe („postural adjustment task“) (Yamashita & Moritani, 1989), sowie beim Stand und der Übergangsphase („Transition“) vom Stand in den Gang (Edamura et al., 1991) nachweisen. Da auch die MEPs in der Z2-Phase dieser Untersuchung eine deutliche Depression im Vergleich zu den Referenzversuchen und zur Z1-Phase erfahren, sind postsynaptische Mechanismen wahrscheinlich (Barbeau et al., 2000).

Nielsen & Kagamihara (1992) beschreiben zudem, dass während Kokontraktionen ein spezifisches motorisches Programm aktiviert ist, welches die Übertragung in den hemmenden disynaptischen reziproken Leitungsbahnen unterdrückt, und somit den „gain“ des Stretch-Reflexes erhöht. Sie konnten zeigen, dass der disynaptische reziproke Weg von Dorsalflexoren zu Plantarflexoren des Fußgelenks bereits bei geringen Levels der Kokontraktion maximal unterdrückt ist. Verstärkte Kokontraktionen führten zu keinen weiteren Modulationen (ebd.). Über diese Regulation kann bei Kokontraktionen (z.B. bei der Gelenkstabilisation) ein hoher Erregbarkeitslevel in den Motoneuronen beider antagonistischer Muskeln gesichert werden. Floeter (2003) erklärt dazu:

„...reciprocal inhibition can be suppressed when the planned movement requires cocontraction and can be facilitated in movements with alternating activation of antagonists...”

Die Versuche dieser Untersuchung bedingten eine zeitlich nahe Aktivierung der untersuchten Muskulatur, was aus der ballistischen Natur der Aufgabe resultierte. Eine gemeinsame Koaktivierung von SOL und TA war dabei notwendig, was sich in den Profilen der Muskelaktivität (Abb. 52) manifestiert. Entsprechend wären durch ein erhöhtes Aktivitätsniveau beider Muskeln eine verringerte re-

ziproke Inhibition und dadurch erhöhte H-Reflex-Amplituden bei 3 DoF zu erwarten, was jedoch in keiner der betrachteten Phasen der Fall war. Mit den veränderten externen Bedingungen war ein erhöhtes Maß der Kokontraktion verbunden, welches den Beitrag des disynaptischen Ia reziproken Systems einschränkte. Somit kann vermutet werden, dass dieser Mechanismus **nicht** die verringerten H-Reflex-Amplituden bei Z1 im Vergleich der Bedingungen erklärt. Im Gegensatz dazu lassen die deutlichen Lücken im EMG, die verringerte SE bei den H-Reflex-Messungen sowie die Depression der MEPs postsynaptische Mechanismen bei Z2 vermuten, was durchaus durch reziproke Effekte bedingt sein kann.

Alternativ können Hemmmechanismen durch Kokontraktion des agonistisch-antagonistischen Systems auch präsynaptisch wirken (Nielsen und Kagamiyara, 1993). Dieser Mechanismus reduziert die Feuerungsrate der aktiven motorischen Einheiten ohne Phasen reduzierter Aktivität zu produzieren (Capaday, 1997). Diese Möglichkeit wird im Verlauf der Ausführungen noch näher behandelt werden.

8.1.2.4. Rekurrente Inhibition (RI)

Als ein weiterer reflexmodulierender Mechanismus gilt die rekurrente Hemmung. Diese Hemmung wird durch Renshaw-Zellen vermittelt und unterliegt einer exzitatorischen und einer inhibitorischen Kontrolle segmentaler Reflexwege und deszendierender Trakte (Lamy et al., 2008). Eine lokale Feedback-Regulation der Motoneurone und Ia-hemmender Interneurone (auf antagonistische Motoneurone projizierend) über Kollaterale motorischer Axone und Renshaw-Zellen (s. Grundlagen) können von verschiedenen neuronalen Zentren beeinflusst sein (siehe Hultborn & Pierrot-Deseilligny, 1979). Funktionell wird den rekurrent hemmenden Wegen eine Regulation der zeitlichen Muster ('temporal pattern'), Kontrolle der relativen Aktivität langsamer und schneller motorischer Einheiten und eine Rolle als variabler 'gain regulator' des output Levels des Motoneuronenpools zugeschrieben (Pierrot-Deseilligny & Burke, 2005a). Windhorst (1996) erkannte zudem, dass das Ausmaß der rekurrenten Kontrolle mit der motorischen Aufgabe variiert. Hultborn und Pierrot-Deseilligny

(1979) ergänzten, dass ein progressiver Abfall der rekurrenten Hemmung mit Erhöhung der Kontraktionskraft des untersuchten Muskels einhergeht. Die Abbildung 75a zeigt das Grundprinzip der rekurrenten Hemmung, die Abbildung 7b stellt zusätzlich intersegmentale heteronym induzierte RI des Quadrizeps zur fußgelenkumspannenden Muskulatur dar.

Hultborn et al. (1979) vermuteten, dass die Renshaw-Zellen während schwacher und genau abgestimmter Bewegungen fasziliert sind. Diese Kontrolle ermöglicht einen geringen ‚input-output-gain‘ des Motoneuronenpools und erlaubt somit supraspinalen kraftregulierenden Kreisläufen (‚force-regulating-circuits‘) eine entscheidende Rolle zu spielen und dennoch lediglich geringe Veränderungen der Muskelkraft zu bewirken. Faszilierte rekurrente Bahnen würden folglich eine erhöhte Auflösung in der Kontrolle des motorischen Outputs bewirken (ebd.). Auf der anderen Seite wird eine Hemmung der Renshaw-Zellen vermutet, wenn starke und grobe Bewegungen gefordert sind (ebd.).

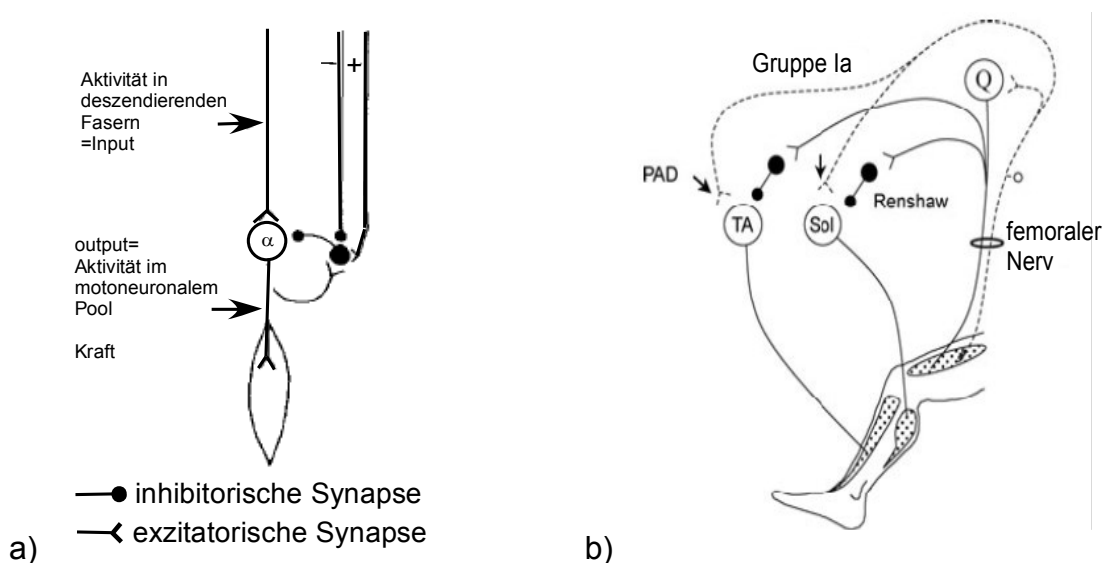


Abb. 75. Schema der rekurrenten Hemmung. a) Input-Output Verbindungen von α -Motoneuronen und Renshaw-Zellen (mod. nach Hultborn, 1979). b) spinaler Weg für die Kontrolle von TA und SOL Motoneuronen über Ia-Afferenzen und rekurrenter Kollaterale motorischer Axone vom Quadrizeps (mod. nach Lamy et al., 2008).

Diese Arbeitsweise sichert einen hohen Gain auf motoneuronalem Level, welcher zu einem ausreichend großem ‚tension output‘ führt (ebd.).

Für die vorliegende Untersuchung wäre daher ein geringes Maß an RI durch die Natur der Aufgabe an sich anzunehmen, da bei beiden Bedingungen eine ballistische maximale Kraftproduktion am Bewegungsschlitten die Grundlage bildete. Im Vergleich der Bedingungen zeigte außerdem die 3 DoF-Bedingung deut-

lich höhere Werte der Muskelaktivität aller untersuchten Muskeln, was zusätzlich für eine verringerte RI spricht.

Entsprechend der Ergebnisse dieser Untersuchung sowie der fordernden Natur der Aufgabe wären die dokumentierten Veränderungen zwischen 1 und 3 DoF bei Z1 **nicht** durch diesen Mechanismus erklärbar. Im Vergleich traten die verringerten H-Reflex-Amplituden mit konkomitierender Erhöhung des Soleus-EMGs auf (s. Tabelle 22). Auch bei Z2 verringerte sich im Vergleich der Bedingungen die Amplitude des H-Reflexes trotz erhöhter Aktivitäten.

Die Umsetzung der Schlittenbewegung wurde durch die Extensormuskulatur des Oberschenkels initiiert. Daher muss auch die Möglichkeit einer heteronymen rekurrenten Inhibition der Quadrizeps-Muskulatur zu den Soleus-Motoneuronen berücksichtigt werden. Die Funktion der Projektionen vom Quadrizeps zur fußgelenkumgebenden Muskulatur benennen Barbeau et al. (2000) als Kontrollmechanismus für die Aktivität der Muskeln: „to oppose activation of the muscle of the antagonistic pair SOL-TA, which is unwanted in a given task“. Bei gleichen Levels der Muskelaktivität zeigten verschiedene posturalfordernde Aufgaben (Sitzen, Zurücklehnen während des Stehens, Vorbereitung zum Sprung, Zehenspitzenstand mit Vorwärtslehnen) eine spezifische Verringerung der rekurrenten Hemmung vom Quadrizeps zum Soleus, wenn eine **Kokontraktion erforderlich war** (ebd.). Zu gleichen Ergebnissen kamen Lamy et al. (2008). Bei Studien des menschlichen Gangs beschreiben sie die Reduktion der rekurrenten Hemmung des Soleus in der frühen Stützphase des Gangs im Vergleich zum Stand. Bei Kokontraktion des Soleus mit dem Quadrizeps im Zeitbereich um den Fersenkontakt war zusätzlich eine verringerte rekurrente Hemmung auszumachen. Barbeau et al. (2000) beschreiben, dass „prewired connections“ funktionell den Vastus mit einem Extensor oder Flexor des Fußgelenks verbinden. Diese Verbindungen sind mit vielfältigen Synergien, die in den verschiedensten Situationen benötigt werden, zu begründen (ebd.). Beim Springen und Laufen ist über solche Verbindungen die Extensormuskulatur des Oberschenkels synergistisch arbeitend zum Soleus (ebd.). Um in gewissen Situationen eine simultane Aktivierung des TA und des SOL zu verhindern ist es

erforderlich, dass eine adäquate Kontrolle der Renshaw-Zellen diese Effekte steuert (ebd.).

Aus funktioneller Sicht gibt es angesichts der geschilderten „prewired connections“ Grund anzunehmen, dass der Soleus nicht durch eine verstärkte Aktivierung von Renshaw-Zellen bei der Knieextension der Schlittenbewegung inhibiert wird.

Die Schlittenbewegung selbst ist dabei durchaus mit der von Barbeau et al. (2000) beispielhaft genannten Sprungbewegungen vergleichbar (durch die geforderte Knieextension bei gleichzeitiger Stabilisierung des Fußgelenks), welche eine Reduktion der RI des SOL bei Kokontraktion mit der extensorisch arbeitenden Oberschenkelmuskulatur bedingt. Die verstärkte Kokontraktion des M. vastus medialis und des M. soleus in dieser Untersuchung bei 3 DoF gegenüber 1 DoF lassen daher den Schluss zu, dass dieser Mechanismus bei Zunahme der Freiheitsgrade an Bedeutung verliert und **nicht** die gezeigten Verringerungen der H-Reflex-Amplitude erklärt.

Es muss an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, dass Nielsen & Pierrot Deseilligny (1996) eine Inhibition der Renshaw-Zellen bei Plantarflexion aber nicht bei starker Kokontraktion fanden. Diese Resultate sprechen zunächst gegen die Annahme, dass die rekurrente Inhibition keinen Einfluss auf die Ergebnisse in dieser Studie besitzt. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass Nielsen & Pierrot-Deseilligny (1995) von isolierten Kontraktionen ausgingen, während diese Studie multisegmentale Bewegungen unter Einbezug von zwei Gelenken betrachtet. Die Regulation des rekurrenten Hemmmechanismus kann daher nicht auf der Grundlage isolierter Kontraktionen beurteilt werden.

8.1.2.5. Präsynaptische Inhibition

Die bisherigen Ausführungen zeigen, dass verschiedene Mechanismen Auswirkungen auf die in dieser Untersuchung beobachteten Amplituden des H-Reflexes haben können. Es ist jedoch zu vermuten, dass diese in der speziellen Situation auf dem Schlitten nur bedingt Einfluss haben und nicht gänzlich die beobachteten Entwicklungen der H-Reflexe erklären. Die Aktivierung spinaler interneuronaler Systeme, auf welche die bei der elektrischen Stimulation erzeugten Afferenzen projizieren, sind als modulierende Größen anzusehen

(Schieppati, 1987). Da bereits die Möglichkeiten einer postsynaptischen reziproken Inhibition eingeschränkt wurden (zumindest bei Z1), ist eine präsynaptische Inhibition (PSI) als Ursache der verringerten Reflexamplituden trotz höheren Aktivierungslevels des Soleus zu vermuten.

Die Unterhypothese H1b wurde folgendermaßen definiert:

H1b: Die präsynaptische Inhibition trägt entscheidend zu der Modulation der H-Reflex-Amplituden bei.

Basierend auf den bisherigen Ausführungen wird die Hypothese trotz eines fehlenden direkten Beweises (z.B. durch Anwendung spezieller Stimulationstechniken) für Z1 angenommen. Die Entwicklungen des EMG-Profiles, der H-Reflexe sowie der berechneten synaptischen Effektivität stützen die Hypothese.

Für Z2 wird die Hypothese verworfen, da aufgrund des EMG-Profiles des M. soleus vermutet wird, dass postsynaptische Mechanismen additiv eingewirkt haben. Die aufgezeigten Veränderungen sind somit nicht klar einer Änderung der PSI zuzuschreiben.

Die PSI als Hemmmechanismus kann die input-output-Verhältnisse des Reflexbogens verändern, ohne direkt am Motoneuron zu operieren (Schieppati, 1987) und ist (wie in den Grundlagen schon aufgezeigt) als adaptiver Filtermechanismus des sensorischen Feedbacks zu verstehen. Die präsynaptische Hemmung gilt zudem als wichtigster Mechanismus für die Modulation des Soleus-H-Reflex-gains, wenn der Muskel in posturale Regulationsaufgaben involviert ist (Hultborn et al., 1987; Riedo & Rüegg, 1988; Crone & Nielsen 1989; Lavoie et al., 1997; Goulart & Valls-Solé, 2001).

Frank und Fuortes (1957) beschrieben die PSI als eine Depression der monosynaptischen Ia-EPSPs, welche ohne jegliche registrierbare Änderung im Membranpotential und -leitfähigkeit des Motoneurons auftritt. Begleitet wird die PSI durch primäre afferente Depolarisation („primary afferent depolarization“, PAD) verursacht durch axo-axonale GABA-erge Synapsen. Übertragen werden diese Effekte durch Interneurone (Pierrot-Deseilligny & Mazevet, 2000). Hultborn (2006) erklärte dazu: „Presynaptic inhibition of primary afferents is certainly part of the segmental machinery that is used by the brain in controlling

movement.” Lundberg (1970) hypothetisierte in diesem Zusammenhang, dass die Ia-hemmenden Interneurone und die α -Motoneurone parallel während willkürlicher Bewegungen kontrolliert werden.

Bei Studien menschlicher zyklischer Lokotionsbewegungen wurde eine erhöhte präsynaptische Inhibition der Soleus Ia-afferenten Terminals als Ursache für verringerte H-Reflex-Amplituden zu verschiedenen Phasen der Bewegung verantwortlich gemacht (z.B. Morin et al., 1982 ;Capaday & Stein, 1986; Llewellyn et al., 1990; Edamura et al., 1991; Faist et al., 1996; Schneider et al., 2000; Ferris et al., 2001). Andere zyklische Bewegungen, wie das Fahrradfahren zeigten eine erhöhte präsynaptische Hemmung am Ende der ‚downstroke‘-Phase (Brooke et al. 1992; Pyndt & Nielsen, 2003). McIlroy (1992) erklärten, dass diese Modulationen auch durch die Aktivierung der Muskulatur um das Sprunggelenk zustande gekommen sein können (reziproke und rekurrente Inhibition, s. oben). Sie konnten jedoch zeigen, dass auch durch passive Bewegung des Beins, ohne präsente Aktivität benachbarter Muskeln, die Amplitude des H-Reflexes deutlich verändert ist, was durch präsynaptische Mechanismen verursacht wurde (ebd.).

Die PSI ist verringert bei willkürlichen Kontraktionen, wobei selektiv die Ia-Afferenzen, welche auf die Motoneurone des kontrahierenden Muskels projizieren, weniger gehemmt sind als die eines nicht-kontrahierenden Muskels (Pierrot-Deseilligny, 1997). Unter diesen Bedingungen wurde angenommen, dass signifikante Diskrepanzen zwischen der Variation des H-Reflexes und der Höhe der EMG-Amplitude des untersuchten Muskels vorrangig den Änderungen der PSI zugeschrieben werden müssen (ebd.).

Entsprechend der Datenlage dieser Untersuchung wäre bei 1 DoF Z1 ein niedriger Level der PSI zu vermuten, der bei 1 DoF Z2 deutlich ansteigt. Bei Betrachtung der initialen Phase in der instabilen Bedingung bei 3 DoF ist von einem erhöhten Level der PSI im Vergleich zu 1 DoF auszugehen. Im Verlauf der Bewegung erhöht sich dieses Ausmaß deutlich und führt zu einem drastischen Abfall der H-Reflex-Amplitude bei Z2. Wie schon vorher erwähnt, muss jedoch beachtet werden, dass auch postsynaptische Mechanismen bei Z2 zu vermuten sind, welche sich bei 3 DoF u.a. in dem Abfall des Soleus-EMG-Profiles (reziproke Inhibition) und der MEP-Amplituden manifestieren.

Auch die Betrachtung der MEPs bei Z1 spricht für eine erhöhte PSI im Vergleich der Bedingungen. Nielsen und Petersen (1994) nehmen an, dass die Terminals deszendierender Bahnen zu den Motoneuronen nicht durch präsynaptische inhibierende Mechanismen beeinflusst sind:

„We suggest that descending pathways in general are free from the pre-synaptic control which attenuates peripheral input to motoneurones” (ebd.).

In vorliegender Untersuchung traten die deutlich verringerten H-Reflexe bei 3 DoF im Vergleich der Bedingungen bei Z1 auf, ohne dass die MEPs gleichermaßen reduziert waren. Dies spricht zusätzlich für einen präsynaptischen Mechanismus für die Reduzierung der H-Reflex-Amplituden.

Auf die Fazilitierung der H-Reflexe zu Beginn der Bewegung während der stabilen Interaktion wurde bereits reflektiert: in diesen Experimenten war eine deutlich erhöhte synaptische Effektivität der stabilen 1 DoF-Bedingung im Vergleich zur instabilen 3 DoF-Bedingung bei Z1 auszumachen. Begleitet wurden diese Entwicklungen durch Erhöhungen der EMG-Amplituden bei 3 DoF.

Riedo und Rüegg (1988) beschrieben in ihren Untersuchungen, dass die Reflexfazilitierung nicht nur auf eine erhöhte Erregbarkeit der Motoneurone zurückzuführen ist. Sie konnten zeigen, dass 100 ms vor einer willkürlichen Kontraktion die Reflexfazilitierung mit und ohne ‚steady background excitation‘ gleichmäßig ausfällt. Sie vermuteten daher, dass alle Motoneurone, insbesondere die während der Bewegung aktivierten, zu der H-Reflex-Fazilitierung beitragen können. Als die Basis dieser Fazilitierung vermuteten sie einen vergrößerten erregenden Effekt des afferenten Volleys, welcher durch den H-Reflex-Stimulus erzeugt wird. Als maßgeblich beteiligt gilt bei diesen Ergebnissen eine **verringerte PSI**.

Im Zusammenhang mit einer veränderten regulatorischen Kontrolle des afferenten Feedbacks durch die PSI wären insbesondere bei Z1 die deutlich erhöhten Werte der synaptischen Effektivität der 1 DoF-Bedingung auf eine kombinierte Wirkung einer geringen PSI und fazilitierender Effekte durch die Bewegung zurückzuführen. Letzteres lässt sich vermuten, da bei gleichen Leveln der Hintergrundaktivität in den Referenzversuchen geringere Reflexamplituden erzielt wurden.

In der 3 DoF-Bedingung ist auf eine im Vergleich zu 1 DoF erhöhte PSI zu schließen. Effekte durch die Bewegungsausführung, welche eine Erhöhung der H-Reflex-Amplituden bedingen, ließen sich in dieser Untersuchung nicht nachweisen. Dies kann jedoch eine Konsequenz der Wirkung inhibierender Mechanismen durch intermuskuläre Koordinationseffekte sein. Die bahnnende Wirkung erhöhter Level der Motoneuronenerregbarkeit auf den H-Reflex wird somit negiert. Signifikante Unterschiede zwischen Schlitten- und Referenzversuchen konnten bei 3 DoF Z1 nicht gefunden werden, offenbarten sich hingegen deutlich bei Z2.

Die PSI kann durch den Beitrag verschiedener Muskeln bei der Bewegung moduliert werden. Ein postsynaptischer Mechanismus für die reziproke Hemmung durch den TA wurde bereits für Z1 eingeschränkt (s. oben). Alternativ dazu konnten Mizuno et al. (1971) zeigen, dass reziproke Hemmung auch präsynaptisch auf die Ia-Terminals der antagonistischen Motoneuronen wirkt (s. auch Llewellyn et al. 1990). Capaday et al. (1995) ergänzten, dass verschiedene Wege die präsynaptische Inhibition modulieren können (z.B. deszendierende Trakte und **Flexor-Gruppe I-Afferenzen**), welche auf die Interneurone konvergieren, die in die PSI der Ia afferenten Übertragung involviert sind.

Crone und Nielsen (1989) wiesen außerdem nach, dass die durch den Tibialis induzierte reziproke Hemmung bei Dorsalflexion präsynaptisch auf Ia-Fasern, welche synaptische Verbindungen mit den Soleus-Motoneuronen besitzen, wirken kann. Besonders bei ansteigendem Kontraktionslevel der Flexormuskulatur (‘ramp’-Phase) ließen sich gesteigerte reziproke Effekte auf Ia-afferente Bahnen der Soleus-Motoneurone nachweisen (ebd.).

Es ist trotz dieser Erkenntnisse anzumerken, dass *keine direkten Nachweise* für einen reziprok induzierten präsynaptischen Weg der Hemmung existieren. Die oben genannten Ergebnisse sind während verschiedener Bewegungsausführungen ermittelt worden, sodass nicht zweifelsfrei auf diesen Weg reflektiert werden kann. Die gezeigte PSI kann in diesem Zusammenhang auch zentrale Ursprünge besitzen.

Nielsen und Kagamihara (1993) konnten in diesem Zusammenhang zeigen, dass die fazilitierende Wirkung eines konditionierenden Stimulus (induziert am femoralen Nerven) auf den Soleus-H-Reflex bei **Kokontraktion der Plantar-**

und Dorsalflexoren des Fußgelenks durch die Wirkung einer erhöhten PSI verringert war. Erhöhte Level der Kokontraktion verringerten die Fazilitierung des konditionierenden Stimulus zusätzlich (ebd.).

Die Z1-Phase dieser Untersuchung ist gekennzeichnet durch einen starken simultanen Anstieg der Aktivitäten der fußgelenkumspannenden Muskulatur (besonders bei 3 DoF ersichtlich) und ist somit im Zusammenhang mit erhöhtem Einfluss von Koaktivität bei Bewegungsbeginn zu sehen. Dies würde für einen erhöhten präsynaptischen Effekt auf die Ia-afferenten Terminalen des Soleus sprechen. Crone et al. (1987) vermuteten, dass die Ia-hemmenden Interneurone selektiv in der dynamischen Phase einer Bewegung genutzt werden. Die Kontrolle dieses Mechanismus kann direkt durch zentralnervale Strukturen oder sekundär durch Feedback von Ia-Afferenzen während der Kontraktion ausgeübt werden (ebd.). Da auch in diesen Versuchen die Messungen während der Bewegung gemacht wurden, kann nicht zweifelsfrei die Quelle dieses Effektes spezifiziert werden. Die Selektivität der neuronalen Kontrolle des Ia afferenten Feedbacks zum Soleus äußert sich in diesen Versuchen jedoch durch die verringerten H-Reflex-Amplituden im Vergleich der Bedingungen, wobei die gesteigerte Aktivität des Tibialis (erhöhte Koaktivität) als mitentscheidend angesehen werden muss. Im Vergleich von 1 und 3 DoF bei Z1 kann der Anstieg der Tibialis-Aktivität im 50 ms-Zeitfenster vor der Stimulation auf 123% beziffert werden, der Anstieg der Soleus-Aktivität auf 84% (vgl. Tab. 22).

In dieser Untersuchung wäre demnach zu erwarten, dass die erhöhte Kokontraktion des agonistisch-antagonistischen Systems eine erhöhte PSI der Soleus-Ia-Afferenzen im Vergleich der Freiheitsgradbedingungen induziert. Die Annahme eines präsynaptischen hemmenden Einflusses auf der Grundlage erhöhter Kokontraktion während der Bewegungsausführung würde demnach den Abfall der H-Reflex-Amplituden bei Z1 erklären und gilt als wahrscheinlichste Ursache in der Regulation des Ia-afferenten Feedbacks in der initialen Phase dieser Versuche.

Eine erhöhte PSI des Ia-afferenten Feedbacks zum Soleus induziert durch Kontraktion kann dabei instrumental sein, um Oszillationen im agonistisch-antagonistischen System zu vermeiden (Nielsen & Kagamihara, 1993). Sefton

et al. (2007) sprachen davon, dass über die regulatorische Wirkung der PSI ein Input propriozeptiver Informationen ermöglicht wird, um Instabilität vorzubeugen.

Dabei erscheint es nur auf den ersten Blick paradox, dass der Reflex-gain während Kokontraktion niedrig ist, angesichts der Tatsache, dass Reflexe als Mittel der Stabilitätsregulation dienen (Nielsen und Kagamihara, 1993). Das Erregbarkeitsniveau beider antagonistischer Muskeln ist bei Kokontraktion hoch, sodass Reflexe leicht ausgelöst werden können (ebd.). In der Folge kann das agonistisch-antagonistische System als ein instabiler Oszillator fungieren, welcher ein gesteigertes Risiko eines Tremors beinhaltet (ebd.). Die PSI erlaubt dabei den Eingang propriozeptiver Information in Form eines Dämpfungsmechanismus, welcher einen parallelen Anstieg der Erregbarkeit der Motoneurone beider Muskeln ermöglicht bei gleichzeitiger Minimierung des Risikos der Oszillation (ebd., Sefton et al., 2007).

8.1.2.6. Antizipatorische Einstellungen

Die Natur der Aufgabe in diesen Versuchen war definiert durch eine intrinsische Bewegungsinitiierung. Damit einher ging das vor der Bewegungsausführung existente Wissen um die jeweilige Art der kommenden mechanischen Interaktion. Kimura et al. (2006) zeigten, dass Reflex-gains im Verlauf einer Bewegung dynamisch aktualisiert werden. Diese Einstellungen des motorischen Systems standen im Zusammenhang mit dem vorherigen Wissen um die Art der kommenden Umweltdynamiken (ebd.). In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen kann in der vorliegenden Studie davon ausgegangen werden, dass die Natur der Aufgabe antizipatorische Einstellungen auf die kommende Interaktion, ausgelöst durch präparatorische Vorinformation, bedingt (Woollacott et al. 1986). Diese Annahme wird gestützt durch Studien, welche präparatorische Veränderungen von Reflexkomponenten bei der posturalen Kontrolle (Vedula et al., 2010, Komiyama & Kasai, 1997, Woollacott et al., 1986), bei Interaktion mit unterschiedlichen Umweltdynamiken (Kimura et al., 2006, Shemmell et al., 2009) und als Antwort auf erwartete mechanische Perturbationen (Lacquaniti & Maiolo, 1989) dokumentieren konnten. Folglich können die Unterschiede der TMS

und HR-Antworten zwischen den mechanischen Bedingungen in dieser Studie den Einfluss eines spezifischen präparatorischen Sets für die Kontrolle des motorischen Outputs reflektieren. Diese Kontrolle hängt von der Modalität der Vorinformation ab (1 oder 3 DoF). Demzufolge könnte die dokumentierte Inhibition der normalisierten H-Reflexe in der 3 DoF Z1 Phase eine motorische Präparation erkennen lassen, wenn übersteigerte Reflexaktivitäten für die Aufgabenerfüllung kontraproduktiv wären (Kizuka et al., 1997). Folglich stützen die Ergebnisse dieser Studie die Idee, dass speziell in der Initiierungsphase willkürlicher Bewegung die antizipatorischen Einstellungen dazu dienen, eventuelle Beeinträchtigungen des Gleichgewichtszustandes durch die sich anschließende Bewegung zu minimieren (Komiya & Kasai, 1997). Dieser Mechanismus kann auf der Grundlage erhöhten neuromuskulären Widerstandes durch Regulation der Gelenkstabilität realisiert werden (Lacquaniti & Maioli, 1989). Zusätzlich wird vermutet, dass antizipatorische Prozesse für die Regulation von Muskeldynamiken kortikal vermittelt werden (Kimura et al., 2006, Shemmell et al., 2009). Demzufolge könnten die erhöhten Antworten der transkraniellen magnetischen Stimulation in der 3 DoF Z1 Phase den Effekt solcher Präparationsprozesse widerspiegeln. Diese Idee findet weitere Unterstützung in der Ansicht, dass die Reflex-Antworten dieser Studie eine Adaptivität und Aufgabenabhängigkeit aufwiesen, wie sie typischerweise mit kortikalen Antworten verbunden sind (Kimura et al., 2006).

8.1.2.7. Zusammenfassung der möglichen neuronalen Mechanismen

Die in diesen Versuchen dokumentierte Depression der H-Reflex-Amplituden ist in Relation zur jeweiligen Phase der Bewegung und zur wirkenden Bedingung zu sehen. Die deutlichen Modulationen während der Umsetzung sind als Resultat postsynaptischer als auch präsynaptischer Einflüsse aufzufassen (Morita et al., 2001; Crone et al., 1987; Crone & Nielsen, 1989). Die inhibierenden Mechanismen wirken dabei der fazilitierenden Wirkung des steigenden Hintergrund-EMGs entgegen, was in einer Depression der Reflexamplituden resultiert. Am Anfang der Stabilisierungsbewegung am Schlitten (Z1) gilt ein präsynaptischer Mechanismus im Vergleich der Bedingungen als wahrscheinlichste

Ursache. Der Einfluss einer gesteigerten Kokontraktion von Soleus und Tibialis bei 3 DoF im Vergleich zu 1 DoF ist als entscheidend anzusehen. Bei Z2 ist davon auszugehen, dass neben präsynaptischen auch postsynaptische Mechanismen eine entscheidende Rolle spielen. Dies zeigt sich deutlich bei Betrachtung des EMG-Profiles des M. Soleus sowie der MEPs des Muskels in dieser Phase. Die Abbildung 76 zeigt die möglichen Mechanismen, die die vorliegenden Ergebnisse beeinflusst haben können. Diese Mechanismen können durch den Einfluss präparatorischer Regelungsprozesse Eingang in die Kontrolle des motorischen Outputs gefunden haben.

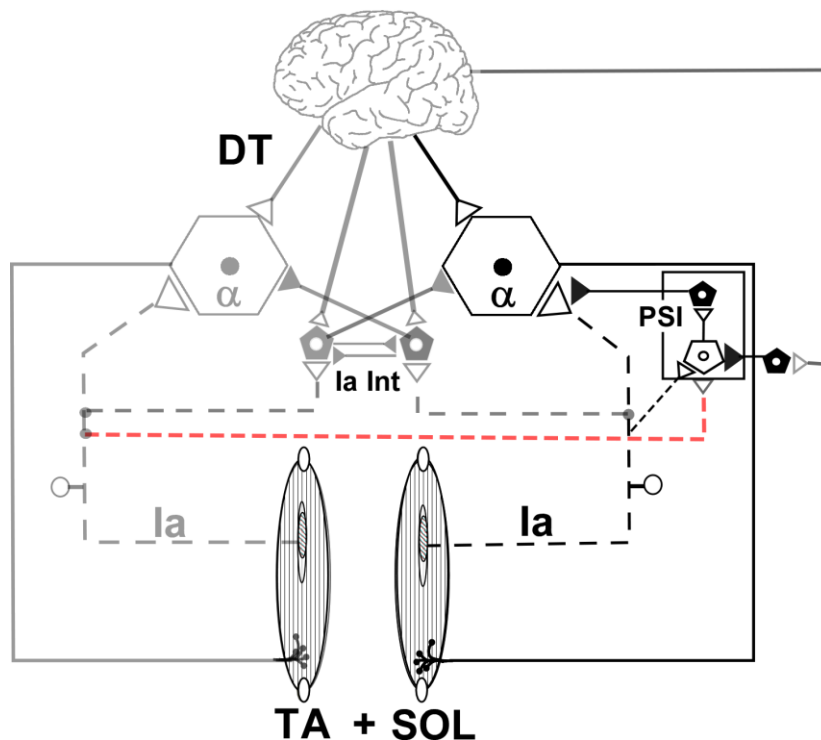


Abb. 76. Die Abbildung bietet einen Überblick grundlegender neuronaler Mechanismen, welche die antagonistische Aktivität des Tibialis (TA) und des Soleus (SOL) kontrollieren. Die präsynaptische Inhibition (PSI) aufgrund antagonistischer Kokontraktion (gekennzeichnet durch „+“) als wahrscheinlichster Mechanismus für den Abfall der normalisierten H-Reflexe zwischen 1 & 3 DoF in der Z1 Phase ist hervorgehoben. Mögliche Leitungswege der PSI sind zentralen oder peripheren (gekennzeichnet mit rot) Ursprungs, können in diesem Experiment jedoch nicht exklusiv spezifiziert werden. Die Erhöhung der normalisierten MEPs in der 3 DoF Z1 Phase wird einer erhöhten kortikospinalen Transmission zugeschrieben. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind nur eventuell einflussreiche Mechanismen berücksichtigt. Offene Dreiecke repräsentieren erregende Synapsen, geschlossene Dreiecke inhibitorische. DT= deszendierende Trakte, Ia= Ia Afferenzen, Ia Int= Ia hemmende Interneurone, α= motoneuron.

Im Anschluss an dieses Kapitel soll auf die funktionelle Bedeutung dieser Regulationsmechanismen eingegangen werden.

8.1.3. Funktionelle Signifikanz

„Reflexes are also modulated according to function and alterations in that function will be best expressed when examined in a behaviourally relevant context”. (Zehr, 2006).

Reflexen, ausgelöst von Muskelspindeln und Sehnenorganen, wird eine bedeutende Funktion in der Anpassung an externe Perturbationen zugeschrieben (Dyhre-Poulsen et al., 1991). Die kontextspezifische Relevanz der Reflexe wurde bereits im Forschungsstand näher behandelt. Reflexe können unterdrückt werden, wenn sie nicht hilfreich oder funktional für die motorische Aufgabe sind (Dyhre-Poulsen & Laursen, 1984; Sefton et al., 2007). Gleiches konnte in vorliegender Untersuchung beobachtet werden. Die signifikant geringeren Werte der synaptischen Effektivität bei 3 DoF im Vergleich zu 1 DoF bei Z1 zeigen, dass in der instabilen Bedingung der Beitrag des Ia afferenten Feedbacks an der Innervation des Soleus stärkerer Kontrolle unterliegt als bei der stabilen Bedingung.

Die spinal ausgelösten Reflexe beeinflussen die Muskelstiffness (Hoffer & Andreassen, 1981; Enoka, 1994; Taube et al., 2008). Der Stretch-Reflex dient dabei der Modulation der intrinsischen, mechanischen Eigenschaften des Muskels (Dyhre-Poulsen et al., 1991). Es wäre begründet anzunehmen, dass insbesondere bei 3 DoF eine erhöhte synaptische Effektivität der Reflexbahnen zu der für die Stabilisierung nötigen Muskelaktivität beiträgt. Die funktionale Signifikanz einer erhöhten Ia-afferenten Übertragung, besonders in der initialen Phase (Z1) der Bewegung, kann beinhalten, dass Impulse von Ia-Afferenzen eine Reflex-Antwort zur aktuellen Muskelaktivität hinzufügen, oder einen Peak durch synchronisierte muskuläre Aktivierung im bereits aktiven Soleus-Muskel erzeugen (Dyhre-Poulsen, 1991; Taube et al., 2008). Als Resultat wäre eine erhöhte mechanische Stabilität durch stärkere Kontraktion des Muskels zu erwarten, was im Sinne einer nötigen Stabilisierung für die Aufgabenerfüllung (besonders bei 3 DoF) zu sehen wäre. Derartige Effekte konnten in der Tat bei Interaktion mit variierenden Umweltdynamiken (fest oder nachgiebig) an oberen Extremitäten nachgewiesen werden (Krutky et al., 2010, Shemmell et al., 2009, van der Helm, 2002).

In diesen Versuchen wurden jedoch genau gegenteilige Effekte aufgezeigt. Die Depression des Soleus-H-Reflexes bei der instabilen Bedingung im Vergleich zur stabilen Bedingung stützt Beobachtungen anderer Untersuchungen posturaler Aufgaben, welche durch Instabilität beeinflusst waren (u.a. Llewellyn et al., 1990; Solopova et al., 2003; Sefton et al., 2007).

Die veränderten Kontrollmechanismen zwischen den beiden Bedingungen (1 & 3 DoF) in dieser Untersuchung zeigen eigene spezifische Charakteristika, welche im Sinne der Aufrechterhaltung der Stabilität im Fußgelenk zu sehen sind. Die jeweiligen Einstellungen hängen von den biomechanischen Anforderungen der motorischen Aufgabe ab (Capaday, 2002). Der Abfall der Reflexamplituden bei der instabilen Situation muss im Zusammenhang mit einem destabilisierenden Potential der Reflexe gesehen werden (Cussons et al., 1980; Stein & Kearney, 1995; Llewellyn et al., 1990). Die Schwierigkeiten, welche mit der Umsetzung der Bewegung bei 3 DoF assoziiert sind, zeigen sich u. a. in dem dokumentierten Abfall der Kraft in Bewegungsrichtung (Fz; s. Ergebnisteil). Bober et al. (1982) schrieben den Kraftabfall der Muskelkoordination zu. Die Kontrolle des Gleichgewichtsszustandes des externen Systems kann durch eine übersteigerte Muskelaktivität beeinflusst werden. Das Resultat wäre eine unangepasste Stabilisierung des Fußgelenks. Für die Kontrolle der Muskelkräfte bei der Stabilisierung ist das adaptive Verhalten des motorischen Systems im Vergleich der Freiheitsgrade somit ein notwendiges Kriterium, welches sich in diesen Versuchen in den beschriebenen Parametern äußert. Sefton et al. (2007) und Capaday und Stein (1988) vermuteten diesbezüglich, dass ein reduzierter Reflex-gain des Soleus eine Prävention gegenüber einer möglichen Überkompensation des Muskels in Bezug zu den Änderungen in den Umweltbedingungen darstellt. Darüber hinaus zeigten Untersuchungen des Soleus-H-Reflexes, dass Probanden, die unfähig waren, den H-Reflex zu unterdrücken, eine größere „postural sway area“ während des Stehens aufwiesen (Koceja et al., 1995).

Capaday und Stein (1987) erklärten:

„In addition, since the stretch reflex pathway increases the stiffness of a contracting muscle ..., the increased muscle stiffness coupled with a high reflex gain and the reflex delay may lead to instability (i.e. tremor)... .”

Dietz (1996) erklärt überdies, dass Unterschiede in den Reflexadaptationen an die Bedingungen auf der Annahme beruhen, dass die posturale Stabilisierung das Produkt der Verringerung muskulärer Destabilisierung ist. Dies entspricht gänzlich den in dieser Untersuchung aufgezeigten Entwicklungen der H-Reflex-Amplitude.

Llewellyn et al. (1990; mit Bezug auf Jacks et al., 1988) limitierten sogar den Einfluss reflexgesteuerter Aktivierung und erklärten: „...the ‚safety margin‘ in reflexly-active individuals may be quite low, particularly under conditions of stress“. Darüber hinaus kann ein hoher Beitrag eines homonymen Reflexes in komplexen Aufgaben kontraproduktiv sein, wenn eine adaptive und organisierte Aktivierung einer Vielzahl von Muskeln notwendig ist (Llewellyn et al., 1990). Gleiches kann in dieser Untersuchung angenommen werden. Da beide Aufgaben einen einzelnen schnellkräftigen Kraftstoß voraussetzten, musste die Koordination der Aktivitätsmuster der Muskulatur aufeinander abgestimmt sein (Wübbenhorst & Zschorlich, 2011). Bruhn (2003) betonte in diesem Zusammenhang, dass der aktive Beitrag zur Gelenkstabilisation durch den koordinierten Einsatz der Muskulatur bereitgestellt wird.

Dennoch sei nochmals auf die deutlich höheren Werte in der initialen Phase (Z1) der stabilen Bedingung (1 DoF) hingewiesen. Diesbezüglich vermuteten Meunier & Pierrot-Deseilligny (1989):

„More generally, at the beginning of a movement, when the load is not yet precisely known, a high gain may allow the monosynaptic reflex to compensate rapidly for the actual load.“

Die Entwicklungen der Soleus H-Reflex-Amplituden in diesen Versuchen sind dann als Ausdruck der situationsadäquaten Einstellungen zu sehen, welche je nach Phase (Z1 oder Z2) bzw. Aufgabe (1 oder 3 DoF) variiert. Bruhn (2003) sprach zudem von einer phasenspezifischen Gewichtung der peripheren Beiträge, sodass nur die zu einer Bewegungsphase passenden Afferenzen einen Einfluss auf das aktuelle Bewegungsprogramm nehmen können. Bei Rossignol et al. (2006) finden sich Aussagen, dass propriozeptives Feedback in Relation zu dem Level der zentralen Ansteuerung („central drive“) variierte.

Ung et al. (2005) erklären dazu:

„Voluntary control appears to attenuate reflexes and exert more direct control of the spinal circuitry.“

Die erhöhten Modulationen der Reflexparameter sind eminent, wenn die umgebenden Umweltbedingungen instabiler werden. Die Veränderung des motorischen Outputs durch die Aufgabe ist messbar und zeigte sich in dieser Untersuchung u.a. in einem Anstieg der Muskelaktivität bei gleichzeitig verringerter Kraftübertragung auf die Umwelt. Die Veränderungen der peripheren neuronalen Komponenten erwiesen sich dabei als adaptiv bei der Gewichtung der Beiträge zur aktuellen Muskelaktivität. Im Zusammenspiel mit der Mehraktivität des M. tibialis anterior wurde die mechanische Stabilität des Fußgelenks erhöht, wobei die Reflexmodulation des Soleus entscheidenden Einfluss für den Regulationsprozess besitzt.

Sättigungs-Phänomen

Wie bereits im Verlauf der Diskussion erwähnt, kann als ein Ziel der Depression des Reflexbeitrags an der Muskelaktivierung die Verhinderung eines Sättigungszustandes des Motoneuronenpools angenommen werden. Ausführungen von Capaday und Stein (1987) lassen vermuten:

„that a reduction of the reflex gain... could be necessary because of the potential danger of instability of the motoneurone pool (tremor) caused by saturation of the pool“ (Zitat in Simonsen & Dyhre-Poulsen, 1998).

Besonders durch die erhöhte EMG-Amplitude der 3 DoF Bedingung im Vergleich zu 1 DoF ist das plausibel. Je mehr Motoneurone rekrutiert werden, desto weniger verbleiben für weitere Rekrutierungsprozesse (Capaday und Stein, 1987). In der Folge sinken die Ia afferenten Beiträge, um flexibel für den Einstrom von Sinnesqualitäten zu bleiben um somit auf mögliche Veränderungen reagieren zu können.

8.2. Ergebnisse der transkraniellen magnetischen Stimulation

Mit der transkraniellen magnetischen Stimulation wurden die Modulation und Übertragung in den **kortikospinalen Bahnen als Ganzes** untersucht (Capaday et al., 1999). Diese Erregbarkeitsänderungen können Modifikationen auf einem spinalen und/oder supraspinalen Level, das heißt Änderungen in spinalen, kortikospinalen, subkortikalen und kortikalen Neuronen und Interneuronen beinhalten (de Noordhout et al., 1992; Taube et al., 2007).

Die TMS zeigte dabei unterschiedliche Effekte in den untersuchten Muskeln und innerhalb eines Muskels zu den verschiedenen Phasen. Die Tabellen 14 und 18 (s. Ergebnisdarstellung) enthalten einen Überblick über die ermittelten MEPs des M. soleus und des M. tibialis anterior.

Im Hinblick auf die Phasenstruktur des Experiments und die unterschiedlichen Bedingungen ließen sich zwei Hypothesen formulieren:

H2: Wenn mehr Freiheitsgrade während der Bewegung wirken, dann ändert sich die Übertragung in den kortikospinalen Leitungsbahnen bei der Kontrolle des M. soleus.

Die Hypothese wird angenommen. Es waren in Abhängigkeit von der jeweiligen Phase und der Bedingung individuelle Ausprägungen der SOL-MEPs aufzeigbar. Diese werden besonders bei Betrachtung des Netto-Effekts (NE) der Stimulation deutlich.

Die Unterhypothese 2a stellt eine Spezifizierung möglicher Einflüsse dar. Sie lautete:

H2a: Bei erhöhten Graden der Instabilität nimmt der Beitrag kortikospinaler Leitungsbahnen an der Kontrolle der Muskelaktivität des SOL zu.

Die Hypothese wird angenommen. Angesichts erhöhter normalisierter MEP-Amplituden des SOL bei 3 DoF Z1 wird die Hypothese angenommen. Durch die

Normalisierung anhand der Referenzversuche bei gleicher Hintergrundaktivität scheint ein erhöhter Beitrag des kortikospinalen Traktes wahrscheinlich.

H3: Der M. soleus und der M. tibialis anterior zeigen unterschiedliche Charakteristika der motorisch evozierten Potentiale.

Die Hypothese wird angenommen. Neben der Größe der MEPs waren auch Unterschiede im NE deutlich, welche auf reziproke Muster im Vergleich zum SOL schließen lassen.

8.2.1. Effekte der TMS

Die Studie zeigte differentielle Effekte auf die MEPs zu den verschiedenen Phasen der Bewegung. Es konnte festgestellt werden, dass:

- 1) die Freiheitsgradbedingungen unterschiedliche Einflüsse auf den Effekt der magnetischen Stimulation auf den M. Soleus besitzen.
- 2) die postexzitatorische Innervationsstille des M. soleus signifikant im Verlauf der Bewegung bei Z2 verlängert war, obwohl keine Veränderungen im Vergleich der Bedingungen zu einem Zeitpunkt vorlagen.
- 3) der M. tibialis deutlich höhere Amplituden als der M. soleus aufweist und differentielle Effekte nach der Normalisierung anhand der Referenzversuche auszumachen waren.

8.2.2. Modulation der Soleus-MEPs

Die Modulation der MEPs des Soleus zeigte sich nicht konsequent an die Hintergrundaktivität gebunden. Dies wird aus der Betrachtung der Referenzversuche und der Berechnung des Netto-Effekts (NE) der Stimulation deutlich. Bei 1 DoF Z1 traten im Mittel der Probanden ungefähr gleich große MEP-Amplituden während der Schlittenbewegung und während der Referenzversuche auf. Der NE kann in dieser Situation auf 111% beziffert werden, ohne dass signifikante Unterschiede auszumachen waren. Kischka et al. (1993) beschrieben, dass die

input-output-Beziehungen für einen großen Bereich willkürlicher Kontraktionslevel linear sind. Die Aufgabe der Referenzversuche bestand darin, über eine isolierte willkürliche Kontraktion des Zielmuskels die Aktivitäten der Schlittenversuche zu reproduzieren. Probandenspezifisch wurden dabei individuell verschiedene Level untersucht. Die erhöhten MEP-Amplituden bei höheren Kontraktionsleveln können durch die steigende Exzitabilität des Motoneuronenpools, welche größere und mehr Motoneurone näher an die Feuerungsschwelle bringen, erklärt werden (Schubert et al., 1997). Deszendierende Volleys der Stimulation erzeugen dann eine motorische Antwort (MEP) im EMG mit einer Amplitude, welche mit dem Erregungslevel des Motoneuronenpools korrespondiert (ebd.). In der initialen Phase bei 1 DoF konnten keine Veränderungen durch die Schlittenbewegung festgestellt werden. Die beobachteten MEPs entsprechen somit der Hintergrundaktivität der von der Schlittenbewegung unbeeinflussten Referenzversuche. Bei 1 DoF Z2 hingegen zeigten sich in den Referenzversuchen trotz erhöhter EMG-Amplituden signifikant verringerte MEPs. Der NE beträgt in dieser Phase 89 % und bedingte dadurch signifikante Unterschiede (t-Test: $p=0.045$) zwischen Referenz- und Schlittenversuchen.

Bei 3 DoF Z1 war hingegen eine Fazilitierung der MEPs zu beobachten. In der gleichen Phase wiesen die H-Reflex-Messungen jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen Referenz- und Schlittenversuchen auf (Wilcoxon: $p=0.244$). Im Vergleich des Stehens auf stabilen und instabilen Untergründen fanden Solopova et al. (2003) vergleichbare Ergebnisse: auf instabilem Untergrund waren die MEPs des Soleus im Vergleich zur stabilen Bedingung signifikant erhöht, der Soleus-H-Reflex hingegen signifikant verringert. Sie vermuten, dass fazilitierende Effekte in den kortikospinalen Leitungsbahnen durch die posturale Instabilität für die Effekte verantwortlich seien. Auch Ackermann et al. (1991) zeigten eine Erhöhung der MEPs bei postural herausfordernden Situationen und prägten in diesem Zusammenhang den Begriff ‚posturale Fazilitierung‘.

Der Fakt, dass in dieser Untersuchung bei gleichem Hintergrund-EMG in den Referenz- und den Schlittenversuchen die Fazilitierung bei 3 DoF Z1 auftrat, lässt zunächst auf eine erhöhte Effektivität der magnetischen Stimulation in der fordernden Situation (vgl. zu Solopova et al., 2003) schließen. Im Vergleich zur

1 DoF-Bedingung, welche in den dynamischen Schlittenversuchen als stabile Situation angenommen wurde, zeigte die instabile Situation mit 3 DoF folglich eine an die Instabilität gekoppelte Erhöhung der MEPs. Der NE der magnetischen Stimulation bei Z1 betrug demzufolge 156% bei 3 DoF und 111% bei 1 DoF. Die Stätte des faszitierenden Mechanismus kann dabei subkortikale als auch spinale Strukturen inkludieren (Solopova et al., 2003). Für die Faszitierung magnetisch evozierter Potentiale werden mehrere Mechanismen verantwortlich gemacht. Das Hintergrundlevel der Aktivität wurde bereits erwähnt, scheint aber nur bedingt Einfluss zu besitzen. Demzufolge ist es wahrscheinlich, dass die in dieser Untersuchung beobachteten Modulationen vorrangig **im Bereich der kortikospinalen Leitungsbahnen** stattfinden.

Die Änderung der biomechanischen Verhältnisse der Aufgabe ist als Ursprung möglicher Einflüsse auf die MEPs entscheidend (u.a. bestätigt durch Solopova et al., 2003 und Ackermann et al., 1991). Auch zu verschiedenen Phasen eines Bewegungszyklus können Modulationen auftreten (Schubert et al., 1997; Schubert et al., 1999; Capaday et al., 1999; Pyndt & Nielsen, 2003). In einigen Studien ließen sich als präparatorische Maßnahmen ohne jegliche EMG-Aktivität Veränderungen der MEPs feststellen. So beschrieben u.a. Starr et al. (1988) und Rossini et al. (1988) eine frühe Faszitierung der Reizantwort bei ballistischen Bewegungen des Daumens. Als Erklärung dieser Bahnung vor Ansatz des EMGs wird eine enge Verbindung zu einer progressiven Rekrutierung und **erhöhten Entladung der Neurone des pyramidalen Traktes** vermutet. Hallett et al. (1991) benannten angesichts ähnlicher Ergebnisse bei einer Zeit-Reaktionsaufgabe die Aktivierung des motorischen Kortex, bevor das motorische Kommando entsendet wird, als ausschlaggebenden Faktor. Nielsen und Petersen (1995) sahen in ihrer Studie (H-Reflex-Konditionierung mittels TMS) auch die Hypothese bestätigt, dass schnell leitende kortikospinale Fasern mit monosynaptischen Projektionen zu den spinalen Motoneuronen **in die Initiierung willkürlicher Bewegungen involviert** sind. Zum einen bekräftigen diese Aussagen den gefundenen erhöhten NE bei Z1 im Vergleich zu Z2 in beiden Bedingungen. Zum anderen zeigt sich, dass die Instabilität bei 3 DoF zusätzliche Faszitierungseffekte bei der magnetischen Stimulation bei Z1 bedingte. Goulart und Valls-Solé (2001) erklärten zudem, dass bei **willkürlicher Aktivie-**

rung unter dem Einfluss stabilisierender Funktion des Soleus die „cortico-spinal monosynaptic connections are probably fully operational“ (ebd.).

Die TMS beeinflusst kortikospinale Zellen indirekt (trans-synaptisch) (Edgley et al., 1990, 1997). Der deszendierende Volley welcher durch die TMS evoziert wird, kann daher durch Änderungen der Erregbarkeit kortikaler Zellen beeinflusst sein (Petersen et al., 1998). Baker et al. (1995) dokumentierten dies durch Ableitungen des Volleys im pyramidalen Trakt nach magnetischer Stimulation bei Primaten und Di Lazzaro et al. (1998) bestätigten die Ergebnisse am Menschen. Von diesem Standpunkt aus betrachtet können die fazilitierenden Effekte der TMS bei 3 DoF Z1 durch erhöhte Aktivität kortikomotoneuronaler Zellen als Reaktion auf die Instabilität zu erklären sein. Gestützt werden diese Überlegungen durch Ergebnisse von Petersen et al. (1998). Die Gruppe konnte zeigen, dass in der Standphase des Gangs transkranielle magnetische aber *nicht transkranielle elektrische* Stimulation (TES) eine fazilitierende Wirkung bei der H-Reflexkonditionierung besitzt (s. Punkt 3.4.).

„The observation of a lower threshold and larger size of the short-latency facilitation... thus suggests that CM cells (corticomotoneuronal cells; Anm. d. Verf) which project to the soleus motoneurons increase their excitability in relation to the stance phase of walking.“ (ebd.)

Die Beeinflussbarkeit des deszendierenden Volleys der magnetischen Stimulation durch die Erregbarkeit kortikospinaler Neurone gilt als genereller Mechanismus (Nielsen et al., 1993).

Es kann daher vermutet werden, dass die beobachtete erhöhte Amplitude des MEPs in der frühen Phase der Bewegung (Z1) zumindest zu Teilen einer Aktivierung kortikospinaler Neurone, die in dieser Phase rekrutiert werden, zugeschrieben werden kann. Zu einem gleichen Schluss kamen auch Schubert et al. (1997) unter dem Gesichtspunkt erhöhter MEP-Amplituden bei der Bodenkontaktphase des Gehens. Capaday et al. (1999) stützen diese These ebenfalls und konstatieren:

„Other corticofugal influences, such as motor cortical relays to brain stem nuclei, may also be involved, although the short latency MEPs ... are probably mainly due to corticospinal transmission.“

Die Entwicklung muss jedoch im Kontext komplexer Bewegungsmuster, welche durch spinalen, supraspinalen und peripheren Input beeinflusst sein können, gesehen werden. Das Aktivitätslevel der Motoneurone ist dann das finale Produkt dieser Einflüsse (Schubert et al., 1997). Die Annahme einer erhöhten Exzitabilität der Neurone des pyramidalen Traktes impliziert zudem eine verstärkt zentrale Kontrolle der initialen Phase bei instabilen Bedingungen am Bewegungsschlitten.

Izumi et al. (1998) zeigten zusätzlich am SOL und TA, dass MEPs bei antagonistischer Kontraktion im Agonisten der Bewegung als auch im Antagonisten facilitiert waren, bei gleichzeitiger Reduktion des H-Reflexes. Die gleiche Arbeitsgruppe (Izumi et al., 2000) vermutete, dass eine erhöhte PSI durch antagonistische Kontraktion für die H-Reflex-Depression verantwortlich ist, während für die Erhöhung der MEPs ein „**cortical facilitatory spread**“ zwischen den antagonistischen Muskeln angenommen wird (ebd.). Der Effekt antagonistischer Fazilitierung auf den Zielmuskel umfasst dabei die Summation von Fazilitierung und Hemmung auf dem Level des zerebralen Kortex und der Wirbelsäule (ebd.).

Diese Effekte können daher maßgeblich zu den beobachteten facilitierten MEPs bei 3 DoF Z1 beigetragen haben. Diese Phase war begleitet durch deutliche Erhöhungen des Aktivitätsniveaus des TA gegenüber 1 DoF.

Die elektromyographischen Antworten auf die TMS zeigen folglich eine Aufgabenbezogenheit und gelten als beeinflussbar durch sensorische Inputs zum motorischen Kortex (Nielsen et al., 1993; Datta et al., 1989; Deuschl et al., 1991; de Noordhout et al., 1992). Trotz der erhöhten Instabilität war jedoch bei 3 DoF Z2 ein Abfall der MEP-Amplituden im Vergleich zu den Referenzversuchen und im Vergleich des NE zu Z1 auszumachen. Wie schon in Kapitel 8.1. aufgezeigt, wird vermutet, dass Teile des erregenden Inputs zu den Soleus-Motoneuronen vom Stretch-Reflex-Weg induziert werden (Capaday und Stein, 1987; Zehr, 2002). Yang et al. (1991) bezifferten den Beitrag gar auf 40-60 %. Aus diesem Grund kann vermutet werden, dass eine Reduzierung der Soleus-MEPs bei Z2 in **beiden** Bedingungen auf diesen Sachverhalt zurückzuführen ist. Es muss jedoch nochmals darauf hingewiesen werden, dass auch der H-

Reflex deutlich verringert ist, was besonders bei 3 DoF Z2 zu sehen war wofür die Kontrolle des destabilisierenden Potentials durch den Reflex-Beitrag verantwortlich gemacht wurde (s. Kapitel 8.1.3.). Die simultane Reduktion der MEPs und der H-Reflexe im Vergleich der Zeitpunkte kann daher die Präsenz eines aktiven Prozesses der Inhibition reflektieren (Goulart et al., 2000). Die Phase der Bewegung ist in diesem Zusammenhang entscheidend, da erhöhte Reflexantworten die Aufrechterhaltung eines Gleichgewichtszustandes bei der Bewegungsausführung beeinflussen (gefährden) könnten (ebd.).

Bruhn (2003) erklärt dazu, dass auf der Rückenmarksebene einfache Bewegungsmuster abgelegt sind. Zentrale Bewegungsmuster können somit unabhängig von peripheren Einflüssen die Ansteuerung der Muskulatur und die Koordination der Bewegung leisten (ebd.). Um die zentral abgelegten Muster variabel an die externen Anforderungen anpassen zu können, werden jedoch afferente Informationen benötigt (ebd. mit Bezug auf Grillner, 1981). Die gezeigten Zustandsänderungen sind in diesem Kontext aufzufassen. Die Interaktion zwischen sensorischer Afferenz und deszendierendem Bewegungsprogramm ermöglicht so ein sehr variables und flexibles motorisches Repertoire (ebd.).

Bei der Interpretation der Ergebnisse der TMS muss jedoch auch Beachtung finden, dass die Resultate die Veränderungen des gesamten kortikospinalen Leitungsweges repräsentieren (Capaday et al., 1999; Taube et al., 2007). Der Abfall des NE in der Z2-Phase zeigt, dass der gesamte kortikospinale Weg weniger eingebunden ist **im Vergleich zu einer willkürlichen Plantarflexion** in den Referenzversuchen (s. auch Capaday et al., 1999). Da der Vergleich von Referenz- und Schlittenversuchen bei gleichen Leveln der Hintergrundaktivität gemacht wurde, können auch hier die Unterschiede nicht auf das Level der α -Motoneuronen zurückgeführt werden. Pyndt und Nielsen (2003) heben diesbezüglich hervor, dass diese Aussage auf der Annahme beruht, dass das EMG den Level der Netto-Erregbarkeit in den Motoneuronen reflektiert.

In dieser Untersuchung zeigten sich bezüglich des NE's keine Unterschiede zwischen den Bedingungen (1 und 3 DoF) bei Z2. Es kann daraus geschlossen werden, dass gleiche zentramotorische Muster existieren, welche ungebunden von den Bedingungen der Aufgabe agieren und, dass eine vorrangig spinal organisierte Fehlerkompensation **im Verlauf der Bewegung** (bei Z2) existiert.

Die Kombination der Prozesse (sensorisches Feedback und deszendierender Input supraspinaler Strukturen) verdeutlicht den Nutzen („benefit“) einer selektiven Kontrolle von afferenten erregenden Inputs und der Fähigkeit das motorische System auf rapide willkürliche Aktionen einzustellen (Goulart et al., 2000). Dabei erscheint die Feedback-basierte Kontrolle im Verlauf der Bewegung zweckmäßig angesichts kurzer Schaltzeiten vorrangig spinal organisierter Antworten mit Latenzen von ca. 30 ms (Enoka, 1994) im Vergleich zu transkortikalen Prozessen mit Latenzen von mindestens 86 ms (Taube et al., 2006). Über diesen Weg kann schnell auf Perturbationen reagiert werden, was im Sinne verletzungspräventiver Maßnahmen und Aufrechterhaltung von Bewegungsstabilität einzuordnen ist.

8.2.3. Postexzitatorische Innervationsstille

Es muss zudem in Betracht gezogen werden, dass die beobachteten Inhibitionen der MEPs zwischen den Phasen Z1 und Z2 auf kortikaler Ebene basieren. Es konnte gezeigt werden, dass die TMS nicht nur direkte erregende kortikospinale Bahnen (Burke et al., 1990), sondern auch hemmende intrakortikale Verbindungen (Ziemann et al., 1993) aktiviert. Die postexzitatorischen Innervationsstille („silent period“; SP) im EMG nach der Reizung mit TMS ist folglich (zumindest zu Teilen) durch Inhibition des motorischen Outputs vom motorischen Kortex durch die Aktivierung von solchen intrakortikal hemmenden Verbindungen verursacht (Ziemann et al., 1993; Brasil-Neto et al., 1995; Petersen et al., 1998). Roick et al. (1992) konnten mittels H-Reflex-Messungen dokumentieren, dass die Exzitabilität der spinalen Motoneurone während der SP unangestastet war. Die Autoren erklären:

„We postulate that TMS of the motor cortex apparently excites not only pyramidal cells directly (D-wave) and indirectly (I-wave), but also excites transsynaptically interneurons which inhibit pyramidal cells.“ (ebd.)

Binder et al. (2009) sprachen zusätzlich von der SP als „an indicator of inhibitory neuronal activity“.

Gleichzeitig finden sich in der Literatur auch Aussagen, dass die SP erst ab 50 ms durch kortikal hemmende Mechanismen beeinflusst ist. Innerhalb der ersten 50 ms tragen spinale Mechanismen wie Nach-Hyperpolarisation und rekurrente Hemmung der spinalen Motoneurone zur SP bei (Inghilleri et al., 1993).

In diesen Versuchen zeigte sich die Dauer der SP in Bereichen von 170 -185 ms für den M. soleus. Diese Zeitspanne kann daher als Ausdruck einer veränderten Wirkung hemmender Mechanismen auf kortikaler Ebene gesehen werden, in welche die spinalen Beiträge einbezogen sind.

Die SP zeigte sich zudem geringfügig vom Grad des Hintergrund-EMGs beeinflusst. So zeigte sich, dass bei einer Erhöhung der Kraft durch die Muskelkontraktion bei gleich bleibender Stimulationsintensität die SP konstant blieb (Inghilleri et al., 1993). Bei Betrachtungen von verschiedenen Leveln der Muskelaktivität zeigte sich, dass bei Zunahme der Aktivität von 5% der MVC bis zum Maximum eine Verringerung der SP um ca. 14% eintrat (Wilson et al., 1993). Inghilleri et al. (1993) vermuten zudem, dass auch afferentes Feedback, welches während erhöhter Muskelkontraktion entsteht keinen Einfluss auf die Dauer der SP besitzt.

Die Auswertung der SP in dieser Untersuchung lässt erkennen, dass die Z2-Phase trotz eines Anstiegs der Muskelaktivität signifikant ($p < 0.001$) längere Inervationspausen verursachte als die initiale Phase Z1. Dieser Fakt ist zunächst im Sinne einer erhöhten supraspinalen Kontrolle der Z1-Phase im Vergleich zu Z2 zu werten (s. auch Schubert et al., 1997). Zusätzlich kann darin der Effekt einer verstärkt Feedback-basierten Einflussnahme an der Muskelaktivität der Z2-Phase gesehen werden, sodass der Bedarf an kortikal induzierten Kontrollmechanismen herabgesetzt ist. Der letzte Fakt basiert auf der Annahme, dass bei einem Zustand erhöhter kortikaler Inhibition, wie er bei Z2 aufgrund der verlängerten SP zu vermuten ist, die Kontrolle verstärkt subkortikalen Einflüssen unterliegt. Da die Aktivität der Muskulatur nur durch zwei Mechanismen realisierbar ist (1: direkte Erregung des α -Motoneurons, 2: afferenter Input; Haus et al., 2005, s. Grundlagen) kann vermutet werden, dass bei verstärkter Hemmung einer direkten Aktivierung der afferente Input an Bedeutung gewinnt.

Im Zuge dieser Ausführungen lassen sich die gefundenen höheren Werte der SP in der späten Phase der Schlittenbewegung (Z2) auf eine verringerte korti-

kale Kontrolle durch Inhibition der Neurone des pyramidalen Traktes zurückführen. Dies zeigte sich gleichermaßen in beiden Bedingungen im Vergleich der Zeitpunkte.

Diese Ergebnisse stützen zusätzlich die Vorstellung einer verstärkt Feedback-basierten Kontrolle der späten Phase der Schlittenbewegung durch spinal organisierte Fehlerkompensation.

8.2.4. Differentielle Effekte der TMS auf den Tibialis und den Soleus

Im Vergleich der Antworten auf die magnetische Stimulation des Tibialis und des Soleus konnten selektive Effekte gefunden werden. Zunächst zeigte sich, dass die MEPs des TA deutlich größer ausfielen als die des SOL. Diese Ergebnisse sind in Studien der beiden Muskeln mittels TMS gut dokumentiert (z.B. Bawa et al., 2002; Brouwer & Qiao, 1995; Valls-Solé et al., 1994; Brouwer et al., 1992).

Die TMS erregt kortikomotoneuronale Verbindungen nach einem Muster, welches dem Hennemanschen Größenordnungsprinzip folgt (Bawa & Lemon, 1993). Motoneurone ohne monosynaptische Verbindungen zum Kortex zeigen daher keine klaren Antworten auf die TMS (Bawa et al., 2002). Nach Palmer und Ashby (1992) nimmt von proximal nach distal die Dichte der kortikomotoneuronalen Verbindungen ab, was jedoch nicht die Unterschiede zwischen TA und SOL erklärt, da beide am Fußgelenk operieren.

Brouwer & Qiao (1995) berichteten, dass lediglich 18% der SOL-Motoneurone erregende Verbindungen von kortikospinalen Neuronen erhalten, während beim TA die Mehrzahl der Motoneurone monosynaptisch erregt werden können. Valls-Solé et al. (1994) und Bawa et al. (2002) beschrieben hingegen, dass nahezu alle Motoneurone des SOL erregende Verbindungen unterhalten, jedoch die Stärke der Verbindungen einer großen Variabilität unterliegt. Der TA hingegen zeigt deutlich uniformere Verteilungen mit stärkeren kortikomotoneuronalen Verbindungen (ebd.).

Die Annahme, dass der TA durch diese Zusammenhänge größere Antworten auf die transkranielle magnetische Stimulation produziert, begründet zunächst die deutlich höheren Amplituden im Vergleich zum SOL in diesen Untersuchun-

gen. Funktional gesehen stellt diese Verteilung der Verbindungen jedoch keine Beeinträchtigung dar, da die Funktion des SOL als Anti-Schwerkraftmuskel verstärkt von segmentalen Reflexen abhängen kann (ebd.).

Die Amplituden der MEPs zeigten auch nach der Normalisierung anhand der Referenzversuche Unterschiede zwischen TA und SOL. Die Ergebnisse deuten auf eine veränderte Ansteuerung der beiden, zueinander antagonistisch arbeitenden Muskeln während der Stabilisierungsbewegung in den verschiedenen Phasen hin. In Studien des menschlichen Gangs zeigten Schubert et al. (1997) und auch Capaday et al. (1999), dass deutliche Modulationen der MEPs der fußgelenksumspannenden Muskeln in der Stützphase auszumachen waren. Auch im Vergleich zu willkürlichen isotonischen Kontraktionen bei gleichen Levels der Hintergrundaktivität waren Unterschiede nachweisbar (ebd.). Capaday et al. (1999) fanden zusätzlich, dass die SOL MEPs in der Stützphase des Laufens kleiner als bei den willkürlichen Kontraktionen, die MEPs des TA hingegen deutlich erhöht waren.

„They suggested that the cortical „interest“ in the soleus muscle was smaller during walking than during tonic contraction, whereas the opposite was suggested for the tibialis anterior muscle“. (Petersen et al., 2003).

Als Grundlage des erhöhten 'kortikalen Interesses' wurde eine gesteigerte kortikale Kontrolle der Dorsalflexoren im Vergleich zur plantarflektierenden Muskulatur vermutet (ebd.). Zusätzlich finden sich jedoch bei Schubert et al. (1997) auch erhöhte MEP-Amplituden der Plantarflexoren (am Bsp. des M. gastrocnemius) in der Standphase im Vergleich zu willkürlichen Kontraktionen. Die Autoren vermuten, dass die MEPs in der funktionellen Situation generell facilitiert im Vergleich zu willkürlichen Kontraktionen sind. Diese Facilitierung kann eine Folge einer Aktivierung von "dynamic central and peripheral afferent input" sein (ebd.)

Eine Unterdrückung der MEPs in gewissen Phasen kann durch die Wirkung reziproker Hemmmechanismen erklärt werden (ebd.). Nach Schubert et al. (1997) alternieren die MEPs reziprok, mit ausgeprägteren Amplituden des TA. Dies bestätigt sich auch in diesen Untersuchungen.

Der Vergleich der Phasen offenbarte, dass eine deutliche Erhöhung des NE bei 1 DoF Z1 beim TA auftritt, nicht jedoch beim SOL. Der Vergleich zu 3 DoF Z1 offenbarte umgekehrte Muster, welche sich in erhöhten NE-Werten des Soleus und verringerten beim TA manifestieren. Im Verlauf der Bewegung fiel der NE des SOL bei Z2 in **beiden** Bedingungen (1 & 3 DoF), während der TA keine ausgeprägten Unterschiede im Vergleich von Z1 und Z2 offenlegte (siehe Abbildungen 68 und 72).

Die reziprok geprägten Entwicklungen in diesen Versuchen zeigen sich zwischen diesen Muskeln deutlich. Capaday (2002) erklärt dazu:

„The corticospinal neurons that project to a given motoneuron pool also inhibit the antagonist motoneuron pool via Ia inhibitory interneurons, adding an extra layer of complexity to the reciprocal inhibitory pathway.”

Drew et al. (1991) betonten, dass der pyramidale Trakt einen privilegierten Input zum Flexorsystem des spinalen Netzwerkes besitzt, was auch in diesen Experimenten Einfluss gehabt haben kann. Petersen et al. (2003) ergänzen zudem, dass eine erhöhte Erregbarkeit der Bahnen zu den Motoneuronen des TA Einfluss auf den SOL besitzen kann. Über Kollaterale zu spinalen Interneuronen kann darüber eine Hemmung der Soleus-Motoneurone ausgeübt werden (ebd.). Dies kann im Sinne der gefundenen Unterschiede im Vergleich der Z1-Phase in beiden Bedingungen zwischen den Muskeln aufgefasst werden. Dabei stellt der Beginn der Bewegung die Phase dar, in welcher maßgeblich die Stabilität der Bewegung gesichert wird (s. auch ‚antizipatorische Einstellungen‘ unter Punkt 8.1.2.). Am menschlichen Gang erklärten Schubert et al. (1997):

„It is hypothesized that the facilitation is phase linked to ensure postural stability and is most effective during the phases prior to and during rhythmical activation of the leg muscles resulting in anticipatory adjustment of the locomotor pattern.”

Die dokumentierten Entwicklungen sind zudem verstärkt im Kontext der individuellen Aufgaben der Muskeln während der Umsetzung der Schlittenbewegung zu sehen. Der Soleus erfährt in diesen Versuchen deutliche Modulationen, welche durch Veränderungen in den Beiträgen des Ia-afferenten Feedbacks, der

Entwicklungen der Muster der EMG-Aktivität in den Phasen und durch die Evaluation der MEPs nachgewiesen wurde. Der TA zeigt sich weniger stark beeinflusst durch die Phasen, was sich in geringen Differenzen des NEs bei der magnetischen Stimulation zwischen den Phasen (Z1 und Z2) sowie bei Betrachtung des EMG-Profiles ausdrückt. Besonders bei Betrachtung der Z2-Phase lässt sich ein erhöhter Beitrag kortikospinaler Beteiligung an der Innervation des TA vermuten, was in Analogie zu Schubert et al. (1997) und Capaday et al. (1999) bei der Stützphase des Gangs steht. Der bereits erwähnte privilegierte Input zum Flexorsystem kann dabei entscheidenden Einfluss genommen haben.

In dieser Untersuchung manifestierten sich jedoch verringerte Effekte bei den MEPs des TA in der instabilen Situation bei 3 DoF im Vergleich zur stabilen Situation bei 1 DoF. Der Einfluss möglicher reziproker Effekte des agonistisch-antagonistischen Systems von SOL und TA wurde bereits erwähnt. Zudem besteht die Möglichkeit, dass bewegungsassoziiertes sensorisches Feedback in dieser Phase Einfluss besitzt.

„Clearly, integration with the spinal motor circuitry would be a great advantage, since it would allow sensory feedback signals to contribute to the muscle activation at an early stage... and thereby release the motor cortex from some of the effort to generate and control the muscle activity.“ (Petersen et al., 2003)

Mit dem Grad der erforderlichen Stabilisierungsarbeit ändert sich auch der Einfluss sensomotorischer Beteiligungen an der aktiven Stabilisierung. Als ein Ergebnis dieser Änderungen stiegen die elektrisch erfassten Aktivitäten der untersuchten Muskulatur in dem gewählten Zeitbereich. Die Anpassung des neuronalen Settings auf die Bewegung wurde in dieser Untersuchung anhand des H-Reflexes und der transkraniellen magnetischen Stimulation untersucht. Die Veränderungen sind als zielgerichtete Modifikationen im Sinne der Bewegungsverrealisation zu verstehen. Die Koppelung von Antrieb und Stabilisation der Bewegung manifestiert sich in den Daten (besonders iEMG) und erzeugte im Vergleich der Bedingungen (1 & 3 DoF) verschiedene Ausprägungen neuronaler Kontrolle. Dabei ist von veränderter Quantität und Qualität sensorischer Informationen auszugehen, die über die sensomotorischen Regelkreise Eingang in die entsprechenden Kontrollmechanismen finden. Im Zuge dieser Überlegun-

gen sind die beobachteten Effekte in der Konsequenz als Summe dieser Einstellungen zu bewerten.

Kapitel 9

9. Zusammenfassung und Ausblick

Diese Untersuchung verfolgte das Ziel, die Einstellungen des neuromuskulären Systems als Antwort auf veränderte mechanische Stabilitätseigenschaften einer Umweltinteraktion zu erfassen. Die Veränderungen wurden auf der Grundlage elektromyographischer, dynamometrischer und elektrophysiologischer Parameter bewertet. Das Interaktionsmedium dieser Versuche war ein an der Universität Rostock konzipierter Bewegungsschlitten, welcher eine geschlossene kinetische Kette beschreibt und durch Variation der Fußauflageplatte stabile Bedingungen mit einem Freiheitsgrad (1 DoF) oder instabile Bedingungen mit drei Freiheitsgraden (3 DoF) erlaubte. Um die neuronalen Veränderungen zu erfassen kamen die periphere elektrische Stimulation des N. tibialis (Soleus-H-Reflex, HR) als auch die transkranielle magnetische Stimulation (TMS) am motorischen Kortex zum Einsatz. Die elektromyographischen Antworten auf die Versuchsbedingungen wurden an drei Muskeln des rechten Beins untersucht: M. soleus (SOL), M. tibialis anterior (TA), M. vastus medialis (VM). Der H-Reflex wurde ausschließlich am M. soleus evoziert, die Antworten auf die TMS am M. soleus als auch am M. tibialis anterior gemessen. Die transkranielle Stimulation erfolgte am Amplituden-gewichteten Center of Gravity des M. soleus. Um auf bewegungsassoziierte Veränderungen schließen zu können, wurden Referenzversuche bei gleichen Muskelaktivitäten, jedoch ohne Bewegungsausführung durchgeführt. Die veränderte mechanische Umweltinteraktion zeigte Effekte bei der Kraftübertragung als auch in den physiologischen Parametern. So konnte gezeigt werden, dass die maximal erzeugbaren Kräfte sanken, wenn die Aufgabe durch eine mechanische Instabilität (3 DoF-Bedingung) verändert war. Diese Verhältnisse zeigten sich bei der directionalen Kraftkomponente (F_z) als auch bei den Querkraften F_y und F_x . Zeitgleich stiegen jedoch die Aktivitäten der untersuchten Muskulatur signifikant bei 3 DoF im Vergleich zu 1 DoF. Um nähere Aussagen über die grundlegenden neuronalen Regulationsmechanismen treffen zu können, wurden die elektrophysiologischen Messungen zu zwei Phasen der Bewegung gemacht: der initialen Phase (Z1) und im Verlauf der Bewegungsausführung (Z2). Bei Z1 zeigte sich bei einem Wechsel der Bedingung von 1

auf 3 DoF ein Abfall der H-Reflex-Amplituden nach der Normalisierung anhand der Referenzversuche, obwohl das Aktivitätsprofil des Muskels einen Anstieg der Aktivität aufwies. Die Z2-Phase hingegen zeigte im Vergleich der Bedingungen keine Veränderungen, war jedoch innerhalb der Bedingungen durch geringere Werte im Vergleich zu Z1 gekennzeichnet. Die referenznormalisierten Amplituden der TMS-Versuche zeigten beim Soleus einen Anstieg bei Z1 im Vergleich von 1 und 3 DoF und einen Abfall im Vergleich der Phasen untereinander (Z1 zu Z2). Im Gegensatz dazu zeigten sich reziproke Muster im Vergleich zum Tibialis, welche durch einen Abfall der normalisierten Potentiale im Vergleich von Z1 bei 1 und 3 DoF charakterisiert waren. Die Auswertung der ‚silent period‘ (SP) des Soleus zeigte zudem eine verlängerte Ruhephase im EMG bei Z2 im Vergleich zu Z1 bei beiden mechanischen Bedingungen.

Als mögliche Ursache der dokumentierten Veränderungen des HR sind präsynaptische Hemmmechanismen zu nennen. Diese erklären den Abfall des normalisierten HR trotz steigender Aktivität des SOL-Muskels bei Z1. Eine mögliche Erklärung kann in der antagonistischen Koaktivierung des TA und des SOL liegen, welche nachweislich erhöhte präsynaptische Inhibition des Ia afferenten Leitungsweges bedingt. Für den Anstieg der TMS generierten Potentiale bei Z1 kann ein erhöhter Beitrag kortikospinaler Bahnen bei der Regulation der Muskelaktivität verantwortlich sein. Dieser erhöhte Beitrag kann von einer progressive Rekrutierung und erhöhten Entladung von Neuronen des pyramidalen Traktes herrühren. Als mögliche Ursache kann eine kortikale fazilitierende Ausdehnung durch antagonistische Kokontraktion genannt werden. Der Abfall der TMS-Potentiale bei Z2 kann auf einen reduzierten Beitrag kortikospinaler Bahnen zurückgeführt werden. Diese Ergebnisse sprechen für eine vorrangig spinal vermittelte Aktivitätskontrolle im Verlauf der Bewegung. Auch die verlängerte postexzitatorische Innervationsstille stützt diese Annahme, da für diese Ruhephase nach magnetischer Reizung kortikale Inhibitionseffekte verantwortlich gemacht werden. Überdies scheint die spinale Kontrolle im Verlauf der Bewegung angesichts kurzer Schaltzeiten im Vergleich zu transkortikalen Regulationsmechanismen zweckmäßig. Durch die Natur der Aufgabe selbst (willkürliche Bewegungsinitiierung) steht zudem zu vermuten, dass antizipatorische Einstellungsmechanismen maßgeblichen Anteil an den gemessenen Antworten auf

die Stimulationen besitzen. Diese besitzen besonders in der Initiierungsphase der Bewegung (Z1) entscheidenden Einfluss.

Aus funktioneller Sicht ist die Reduktion des Ia afferenten Feedbacks in der instabilen 3 DoF Bedingung als wichtig für die Kontrolle des destabilisierenden Potentials peripheren Feedbacks anzusehen. Eine übermäßige Innervation des M. soleus kann zu Instabilität der Bewegungsausführung führen. Die präsynaptische Inhibition als möglicher Steuerungsmechanismus würde somit den Eingang propriozeptiver Informationen ermöglichen, ohne direkt die Erregbarkeit des motoneuronalen Pools zu beeinflussen.

Diese Studie beschreibt die Veränderungen neuronaler Regelungsprozesse als Antwort auf veränderte Umweltdynamiken. Es werden inhibitorische Mechanismen auf der Grundlage reziprok induzierter Mechanismen (präsynaptische Hemmung) vermutet. Diese Vermutungen wurden auf der Grundlage der Entwicklungen der HR-Amplitude als auch des EMG-Zeitprofils des M. soleus getroffen. Obwohl diese Vorgehensweise ein gängiges Mittel in der neurophysiologischen Literatur darstellt, bleibt ein direkter Beweis für diese Annahme offen. Eine Möglichkeit dieser Frage gezielt auf den Grund zu gehen wäre die Nutzung von Doppelstimulus-Protokollen. In der Literatur finden sich diesbezüglich Hinweise darauf, dass eine am femoralen Nerven induzierte Fazilitierung des Soleus-H-Reflexes bei Veränderungen auf die präsynaptische Inhibition zurück geführt werden kann. Diese Technik würde eine direkte Beurteilung des durch die Aufgabe induzierten Betrags der Hemmung ermöglichen. Weitere Möglichkeiten bestehen in der Evaluation präparatorischer Veränderungen vor Beginn der Bewegungsausführung. Da aufgrund der Natur der Aufgabe solche Effekte bereits in dieser Arbeit vermutet wurden, wäre ein direkter Nachweis denkbar. Dieser Ansatz erfordert die Anwendung der Stimulation in Zeitintervallen vor der Bewegungsinitiierung. Dieses Verfahren würde in Verbindung mit der Doppelpulsstimulation zudem die Dissoziation von zentralen und peripheren Anteilen bei der Kontrolle einer möglichen präsynaptischen Hemmung ermöglichen. Dies basiert auf der Annahme, dass vor Bewegungsbeginn kein afferenter Zustrom die Hemmung beeinflusst und somit mögliche Effekte exklusiv auf zentrale Regulationsmechanismen zurückzuführen sind.

Des Weiteren stellt diese Studie eine Evaluation motorischer Normalfunktionen dar, was die Möglichkeit eines Vergleichs zu pathologischen Zustandsveränderungen ermöglicht.

Literaturverzeichnis

- Aagaard, P., Simonen, E.B., Andersen, J.L., Magnusson, P. & Dyhre-Poulsen, P. (2002). Neural adaptation to resistance training: changes in evoked V-wave and H-Reflex responses. *Journal of applied Physiology*. 92 (6). 2309-2318
- Ackermann, H., Scholz, E., Koehler, W. & Dichgans, J. (1991). Influence of posture and voluntary background contraction upon compound muscle action potentials from anterior tibial and soleus muscle following transcranial magnetic stimulation. *Electroencephalography and Clinical neurophysiology*. 81. 71-80
- Aflalo, T.N., Graziano, M.S.A. (2006). Partial tuning of motor cortex neurons to final posture in a free moving paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103 (8). 2909-2914
- Akazawa, K., Milner, T.E. & Stein, R.B. (1983). Modulation of reflex EMG and stiffness in response to stretch of human finger muscle. *Journal of Neurophysiology*. 49(1). 16-27
- Asanuma, H. & Arissian, K. (1984). Experiments on functional role of peripheral input to motor cortex during voluntary movements in the monkey. *Journal of Neurophysiology*. 52. 212-227
- Ashe J., Georgopoulos A. P. (1994). Movement Parameters and neural Activity in Motor Cortex and Area 5. *Cerebral Cortex*. 4(6).590-600
- Awiszus, F., Feistner, H., Urbach, D. & Bostock, H. (1999). Characterisation of paired-pulse transcranial magnetic stimulation conditions yielding intracortical inhibition or I-wave facilitation using a threshold-hunting paradigm. *Experimental Brain Research*. 129. 317-324
- Awiszus, F. (2003). TMS and threshold hunting. *Supplements to Clinical neurophysiology*. 56. S. 13-23
- Awiszus, F. & Feistner, H. (2007). Kortikale Reizschwelle. In H.R. Siebner & U. Ziemann (Hrsg.). *Das TMS-Buch* (S. 149-158). Berlin, Heidelberg: Springer
- Baker, S.N., Olivier, E., Lemon, R. N. (1995). Task-related variation on corticospinal output evoked by transcranial magnetic stimulation in the macaque monkey. *Journal of Physiology*. 488(3). 795-801
- Barbeau, H., Marchand-Pauvert, V., Meunier, S., Nicolas, G. & Pierrot-Deseilligny, E. (2000). Posture-related changes in heteronymous recurrent inhibition from quadriceps to ankle muscles in humans. *Experimental Brain Research*. 130(3). 345-361
- Basmajian, J.V. & De Luca, C.J. (1985). *Muscles Alive. Their Functions Revealed by Electromyography*. Baltimore London Sydney: Williams & Wilkins

- Bawa, P., Chalmers, G.R., Stewart, H. & Eisen, A.A. (2002). Responses of Ankle Extensor and Flexor Motoneurons to Transcranial Magnetic Stimulation. *Journal of Neurophysiology*. 88. 124-132
- Bawa, P. & Lemon, R. (1993). Recruitment of motor units in response to transcranial magnetic stimulation in man. *The Journal of Physiology*. 471. 445-464
- Behrens, M., Bruhn, S. (2012) Effect of muscle soreness on neuromuscular function. *International Journal of Sports Medicine* (in Press)
- Bernstein, N. (1967). *The co-ordination and regulation of movements*. Oxford: Pergamon
- Bernstein, N. (1975). *Bewegungsphysiologie*. Leipzig: Johann Ambrosius Barth
- Binder, C., Kaya, A.E. & Liepert, J. (2009). Vibration prolongs the cortical silent period in an antagonistic muscle. *Muscle & Nerve*. 39(6). 776-780
- Bober, T., Kornecki, S., Lehr, R. P. & Zawadzki, J. (1982). Biomechanical Analysis of human arm stabilization during force production. *Journal of Biomechanics*. 15 (11). 825-830
- Brasil-Neto, J.P., McShane, L.M., Fuhr, P., Hallett, M. & Cohen, L.G. (1992). Topographic Mapping of the human motor cortex with magnetic stimulation: factors affecting accuracy and reproducibility. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 85(1). 9-16
- Brasil-Neto, J.P., Cammarota, A., Valls-Solé, J., Pascual-Leone, A., Hallett, M. & Cohen, L.G. (1995). Role of intracortical mechanisms in the late part of the silent period to transcranial stimulation of the human motor cortex. *Acta Neurologica Scandinavica*. 92(5). 383-386
- Brooke, J.D. & McIlroy, W.E. (1990). Vibration insensitivity of a short latency reflex linking the lower leg and the active knee extensor muscles in humans. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 75.401-409
- Brooke, J.D., McIlroy, W.E. & Collins, D.F. (1992). Movement features and H reflex facilitation. I: Pedalling versus matched controls. *Brain Research*. 582 (1). 78-84
- Brouwer, B. & Ashby, P. (1992). Corticospinal Projections to lower limb motoneurons in man. *Experimental Brain Research*. 89. 649-654
- Brouwer, B. & Qiao, J. (1995). Characteristics and variability of lower limb motoneuron responses of transcranial magnetic stimulation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 97. 49-54
- Bruhn, S., Schwirtz, A. & Gollhofer, A. (2002). Diagnose von Kraft- und Sprungkraftparametern zur Trainingssteuerung im Skisprung. *Leistungssport*. 5. 34-37

- Bruhn, S. (2003). Sensomotorisches Training und Bewegungskoordination. Habilitation. Universität Freiburg
- Butler, A.J., Kahn, S., Wolf, S. L. & Weiss, P. (2005). Finger extensor variability in TMS parameters among chronic stroke patients. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*. 2.10-23
- Burke, D., Hicks, R.G. & Stephen, J.P. (1990). Corticospinal volleys evoked by anodal and cathodal stimulation of the human motor cortex. *The Journal of Physiology*. 425. 283-299
- Burke, D., Adama, R.W. & Nevell, F.S. (1989). The effects of voluntary contraction on the H reflex of human hind limb muscles. *Brain*. 112(2). 417-433
- Burke, D., Gandevia, S.C. & McKeon, B. (1984). Monosynaptic and oligosynaptic contributions to human ankle jerk and H-reflex. *Journal of Neurophysiology*. 52. 435-448
- Burke, R.E. (1968). Group Ia synaptic input to fast and slow twitch motor units of cat triceps surae. *Journal of Physiology*. 196. 605-630
- Buchthal, F. & Schmalbruch, H. (1970). Contraction times of twitches evoked by H-reflexes. *Acta Physiologica Scandinavica*. 80. 378-382
- Capaday, C. (2004). The integrated nature of motor cortical function. *Neuroscientist*. 10 (3). 207-220
- Capaday, C. (2002). The special nature of human walking and its neural control. *Trends in Neuroscience*. 25. 370-376
- Capaday, C., Lavoie, B.A., Barbeau, H., Schneider, C. & Bonnard, M. (1999). Studies on the corticospinal control of human walking. I. Responses to focal transcranial magnetic stimulation of the motor cortex. *Journal of Neurophysiology*. 81. 129-139
- Capaday, C. (1997). Neurophysiological methods for studies of the motor system in freely moving human subjects. *Journal of neuroscience methods*. 74(2). 201-218
- Capaday, C., Lavoie, B.A., Barbeau, H., Schneider, C. & Bonnard, M. (1997). Studies on the corticospinal control of human walking. I. Responses to focal Transcranial Magnetic Stimulation of the motor cortex. *Journal of Neurophysiology*. 81. 129-139
- Capaday, C., Lavoie, B.A. & Comeau, F. (1995). Differential effects of a flexor nerve input on the human soleus H-reflex during standing versus walking. *Canadian Journal of physiology and pharmacology*. 73. 436-449
- Capaday, C. & Stein, R.B. (1986). Amplitude modulation of the soleus H-Reflex in the human during walking and standing. *Journal of Neuroscience*. 6. 1308-1313

- Capaday, C. & Stein, R.B. (1987). Difference in the amplitude of the human soleus H reflex during walking and running. *Journal of Physiology*. 392. 513-522
- Capaday, C., Cody, F.W.J. & Stein, R.B. (1990). Reciprocal inhibition of soleus motor output in humans during walking and voluntary tonic activity. *Journal of Neurophysiology*. 64. 607-616
- Carpenter A.F., Georgopoulos, A. P. & Pellizzer, G. (1999). Motor Cortical Encoding of Serial Order in a Context-Recall Task. *Science*. 283(5408).1752-1757
- Carter, R.R., Crago, P.E. & Gorman, P.H. (1993). Nonlinear stretch reflex interaction during cocontraction. *Journal of neurophysiology*. 69. 943-952
- Chen, R., Cohen, L.G. & Hallett, M. (1997). Role of the ipsilateral motor cortex in voluntary movement. *Canadian Journal of neurological sciences*. 24(4). 284-291
- Chen, R., Gerloff, C., Classen, J., Wassermann, E.M., Hallett, M. & Cohen, L. G. (1997 a). Safety of different inter-train intervals for repetitive transcranial magnetic stimulation and recommendations for safe ranges of stimulation parameters. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*. 105. 415-421
- Chen, R., Tam, A., Bütefisch, C., Corwell, B., Ziemann, U., Rothwell, J.C. & Cohen, L.G. (1998). Intracortical Inhibition and Facilitation in Different representations of the human motor cortex. *Journal of Neurophysiology*. 80. 2870-2881
- Cheney P.D. & Fetz E.E. (1980). Functional classes of Primate corticomotoneuronal cells and their relation to active force. *Journal of neurophysiology*. 44(4). 773-791
- Cheney, P.D., Fetz, E. & Mewes, K. (1991). Neural Mechanisms underlying corticospinal and rubrospinal control of limb movements. *Progress in Brain Research*. 87. 213-252
- Christensen, L.O.D., Petersen, N., Andersen, J.B., Sinkjaer, T. & Nielsen, J.B. (2000). Evidence for transcortical reflex pathways in the lower limb of man. *Progress in Neurobiology*. 62. 251-272
- Christensen, L.O.D., Andersen, J.B., Sinkjaer, T. & Nielsen, J. (2001). Transcranial magnetic stimulation and stretch reflexes in the tibialis anterior muscle during human walking. *Journal of Physiology*. 531 (2). 545-557
- Collins, D.F., McIlroy, W.E. & Brooke, J.D. (1993). Contralateral Inhibition of soleus H reflexes with different velocities of passive movement of the opposite leg. *Brain Research*. 603(1). 96-101
- Collins, W.F. III, Honig, M.G. & Mendell, L.M. (1984). Heterogeneity of group Ia synapses on homonymous α -motoneurons as revealed by high-frequency stimulation of Ia afferent fibres. *Journal of Neurophysiology*. 52. 980-993

- Crone, C. & Nielsen, J.B. (1989). Spinal mechanisms in man contributing to reciprocal inhibition during voluntary dorsiflexion of the foot. *Journal of Physiology*. 416. 255-272
- Crone, C., Hultborn, H., Jespersen, B. & Nielsen, J. (1987). Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man. *Journal of Physiology*. 389. 163-185
- Curtis, D.R. & Eccles, J.C. (1960). Synaptic action during and after repetitive stimulation. *Journal of Physiology*. 150(2). 374-398
- Cussons, P.D., Matthews, P.B.C. & Muir, R.B. (1980). Enhancement by agonist or antagonist muscle vibration of tremor at the elastically loaded human elbow. *Journal of Physiology*. 302. 443-461
- Damm L, McIntyre J (2008) Physiological basis of limb-impedance modulation during free and constrained movements. *J Neurophysiol*. 100. 2577-2588
- Datta, A.K., Harrison, L.M., Stephens, J.A. (1989). Task-dependent changes in the size of response to magnetic brain stimulation in human first dorsal interosseous muscle. *The Journal of Physiology*. 418. 13-23
- Davey, N.J., Romaiguère, P., Maskill, D.W. & Ellaway, P.H. (1994). Suppression of voluntary motor activity revealed using transcranial magnetic stimulation of the motor cortex in man. *Journal of Physiology*. 477. 223-235
- De Luca, J.C. & Mambrito, B. (1987). Voluntary Control of motor units in human antagonist muscles: Coactivation and reciprocal activation. *Journal of neurophysiology*. 58 (3). 525-542
- De Luca, C. J. (1997). The use of surface electromyography in biomechanics. *Journal of applied biomechanics*. 13. 135-163
- de Noordhout, M., Pepin, J.L., Gerard, P., Delwaide, P.J. (1992). Facilitation of responses to motor cortex stimulation: effects of isometric voluntary contraction. *Annual Neurology*. 32. 365-370
- Deiber M.-P., Passingham R.E., Colebatch J.G., Friston K.J., Nixon P.D. & Frackowiak R.S.J. (1991). Cortical areas and the selection of movement: a study with positron emission tomography. *Experimental brain research*. 84(2).393-402
- Deuschl, G., Michels, R., Berardelli, A., Schenck, E., Inghilleri, M. & Lücking, C.H. (1991). Effects of electric and magnetic transcranial stimulation on long latency reflexes. *Experimental Brain Research*. 83(2). 403-410
- Devanne, H., Lavoie, B.A. & Capaday, C. (1997). Input-output properties and gain changes in the human corticospinal pathway. *Experimental Brain Research*. 114(2). 329-338

- Di Lazzaro, V., Restuccia, D., Oliverio, A., Profice, P., Ferrara, L., Insola, A., Mazzone, P., Tonali, P. & Rothwell, J.C. (1998). Magnetic transcranial stimulation at intensities below active motor threshold activates intracortical inhibitory circuits. *Experimental Brain Research*. 119(2). 265-268
- Dietz, V., Faist, M. & Pierrot-Deseilligny, E. (1990). Amplitude Modulation of the quadriceps H-Reflex in the human during the early stance phase of gait. *Experimental Brain Research*. 79. 221-224
- Dietz, V., Gollhofer, A., Kleiber, M. & Trippel, M. (1992). Regulation of bipedal stance: dependency on „load“ receptors. *Experimental Brain Research*. 89. 229-231
- Dietz, V. (1992). Human neuronal control of automatic functional movement: Interaction between central programs and afferent input. *Physiological reviews*. 72. 33-69
- Dietz, V. (1996). Interaction between central programs and afferent input in the control of posture and locomotion. *Journal of Biomechanics*. 29(7). 841-844
- Dowman, R. & Wolpaw, J.R. (1988). Jendrassik maneuver facilitates soleus H-reflex without change in average soleus motoneuron pool membrane potential. *Experimental neurology*. 101(2). 288-302
- Drew, T. (1991). The role of the motor cortex in the control of gait modification in the cat. In: Shimamura, M., Grillner, S. & Edgerton, V.R. (Hrsg.). *The neurobiological basis of human locomotion* (S. 201-212). Tokio: Japan Scientific Society Press
- Dudel, J. (2006). Synaptische Übertragung. In: Schmidt, R.F. & Schaible, H.-G. (Hrsg.). *Neuro- und Sinnesphysiologie* (S. 43-64). Heidelberg: Springer.
- Dyhre-Poulsen, P., Simonsen, E.B. & Voigt, M. (1991). Dynamic control of muscle stiffness and H reflex modulation during hopping and jumping in man. *The Journal of Physiology*. 437. 287-304
- Dyhre-Poulsen, P. & Laursen, A.M. (1984). Programmed Electromyographic Activity and Negative Incremental Muscle Stiffness in monkeys jumping downward. *Journal of Physiology*. 350. 121-136
- Eccles, J. C. (1982). The initiation of voluntary movements by the supplementary motor area. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*. 231(5). 423-441
- Edamura, M., Yang, J.F. & Stein, R.B. (1991). Factors that determine the magnitude and time course of human H-reflexes in locomotion. *Journal of Neuroscience*. 11. 420-427
- Edgley, S.A., Eyre, J.A., Lemon, R.N. & Miller, S. (1990). Excitation of the corticospinal tract by electromagnetic and electrical stimulation of the scalp in the macaque monkey. *The Journal of Physiology*. 425. 301-320

- Edgley, S.A., Eyre, J.A., Lemon, R. & Miller, S. (1997). Comparison of activation of corticospinal neurons and spinal motor neurons by magnetic and electrical transcranial stimulation in the lumbosacral cord of the anaesthetized monkey. *Brain*. 120(5). 839-853
- Eichhammer, P., Langguth, B., Müller, J. & Hajak, G. (2005). Die neuronale Ebene der Motorik: Bestimmung der kortikalen Exzitabilität durch TMS. *Psychiatrische Praxis- Supplement*. 32 (Supplement 1). 43-46
- Eccles, J.C., Fatt, P., Landgren, S. (1956). Central pathway for direct inhibitory action of impulses in largest afferent nerve fibres to muscle. *Journal of Neurophysiology*. 19. 75-98
- Enoka, R.M. (1994). *Neuromechanical Basis of Kinesiology. Second Edition*. Champaign, IL. Human Kinetics
- Enoka, R.M. (2008). *Neuromechanical Basis of Kinesiology. Fourth Edition*. Champaign, IL. Human Kinetics
- Escarmilla, RF., Fleisog, GS., Zheng, N., Barrentine, SW., Wilk, KE. & Andrews, JR., 1998. Biomechanics of the knee during closed kinetic chain and open kinetic chain exercises. *Medicine & Science in Sports & Exercise* 30. 556-569.
- Evarts E.V., Fromm C., Kröller, J. & Jennings A. (1983). Motor Cortex Control of finely graded forces. *Journal of Neurophysiology*. 49(5). 1199-1215
- Faist, M., Dietz, V. & Pierrot-Deseilligny, E. (1996). Modulation, probably presynaptic in origin, of monosynaptic Ia excitation during human gait. *Experimental Brain Research*. 109. 441-449
- Farina, D., Merletti, R. & Stegemann, D.F. (2004). Biophysics of the generation of EMG signals. In: Merletti, R. & Parker, P.A. (Ed.). (2004). *Electromyography. Physiology, Engineering and non-invasive Applications*. Wiley-Interscience: Hoboken S. 81-106
- Ferris, D.P., Aagaard, P., Simonsen, E.B., Farley, C.T. & Dyhre-Poulsen P. (2001). Soleus H-Reflex gain in humans walking and running under simulated reduced gravity. *Journal of Physiology*. 530(1). 167-180
- Fetz E. E. (1994). Are movement parameters recognizably coded in the activity of single neurons?. In Cordo, P. & Harnad, S. (Hrsg.). *Movement control*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Finley J.M., Dhaher Y.Y., Perreault (2012). Contributions of feed-forward and feed-back strategies at the human ankle during control of unstable loads. *Experimental Brain Research* 217. 53-66
- Floeter, M.K. (2003). Spinal Reflexes. In: Hallett, M. (Hrsg.). *Movement disorders. Handbook of clinical neurophysiology*. Vol. 1 S. 231-266. Amsterdam: Elsevier

- Frank, K. & Fourtes, M.G.F. (1957). Presynaptic and postsynaptic inhibition of monosynaptic reflexes. *Federation Proceedings*. 16. 39-40
- Frigon, A., Carroll, T.J., Jones, K.E., Zehr, E.P., Collins, D.F. (2007). Ankle position and voluntary contraction alter maximal M waves in soleus and tibialis anterior. *Muscle & Nerve* 35(6). 756-766
- Fritz, C., Braune, H.J., Pylatiuk, C., Pohl, M. (1997). Silent period following transcranial magnetic stimulation: a study of intra- and inter-examiner reliability. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/ Electromyography and Motor Control*. 105(3). 235-240
- Fuhr, P., Agostino, R. & Hallett, M. (1991). Spinal motor neuron excitability during the silent period after cortical stimulation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 81. 257-262
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*. 119(2). 593-609
- Georgopoulos A.P., Caminiti R., Kalaska J.F. & Massey T. (1983). Spatial Coding of movement: a hypothesis concerning the coding of movement direction by motor cortical populations. *Experimental Brain research Supplement 7*. Berlin: Springer
- Georgopoulos A.P., Schwartz A.B. & Kettner R.E. (1986). Neuronal Population Coding of movement direction. *Science*. 233. 1416-1419
- Georgopoulos, A.P., Ashe, J., Smyrnis, N & Taira, M. (1992). The motor cortex and the coding of force. *Science*. 256.1692-1695
- Georgopoulos, A.P. (1995). Current issues in directional motor control. *Trends in Neurosciences*. 18 (11). 506-510
- Gerilovsky, L., Tsvetinov, P. & Trenkova, G. (1989). Peripheral Effects on the amplitude of monopolar and bipolar H-reflex potentials from the soleus muscle. *Experimental Brain Research*. 76(1). 173-181
- Ghez, C. & Gordon, J. (1996). Einführung in die Motorik. In: Kandel, E., Schwartz, J. & Jessel, T. (Hrsg.). *Neurowissenschaften* (S. 499- 511). Heidelberg: Spektrum
- Gielen, C.C.A.M., van Bolhuis, B.M., Theeuwes, M. (1995). On the control of biologically and kinematically redundant manipulators. *Human Movement Science*. 14. 487-509
- Gottlieb, G.L., Agarwal, G.C. & Stark, L. (1970). Interactions between voluntary and postural mechanisms of the human motor system. *Journal of neurophysiology*. 33. 365-381

- Goulart, F., Valls-Solé, J. & Alvarez, R. (2000). Posture related changes of soleus H-reflex excitability. *Muscle & Nerve*. 23. 925-932
- Goulart, F. & Valls-Solé, J. (2001). Reciprocal changes of excitability between tibialis anterior and soleus during the sit-to-stand movement. *Experimental Brain Research*. 139. 391-397
- Greenman, P.E. (2005). *Lehrbuch der osteopathischen Medizin- 3. Auflage*. Stuttgart: Verlag Karl. F. Haug
- Grillner, S. (1981). Control of locomotion in bipeds, tetrapods and fish. In Brookhart, M., Mountcastle, V.B. (Hrsg) *Handbook of physiology, Sect. 1, Vol. II, Part 2. The nervous system. Motor control* 26. Washington: American Physiological Society. S. 1179-1236.
- Guggisberg, A. G., Dubach, P., Hess, C.W., Wüthrich, C. & Mathis, J. (2001). Motor evoked potentials from masseter muscle induced by transcranial magnetic stimulation of the pyramidal tract: the importance of coil orientation. *Clinical neurophysiology*. 112(12). 2312-2319
- Hallett, M., Cohen, L.G. & Bierner, S.M. (1991). Studies of sensory and motor cortex physiology: with observations of akinesia in Parkinson's disease. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology Supplement*. 43. 76-85
- Handwerker, H.O. (2006). Somatosensorik. In R.F. Schmidt, H.-G. Schaible (Hrsg.) *Neuro- und Sinnesphysiologie* (S. 94-130). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Hasan, Z. & Stuart, D.G. (1984). Mammalian muscle receptors. In: Davidoff, R.A. (Hrsg.). *Handbook of the spinal cord*, 2. & 3. Auflage: *Anatomie und Physiologie* (S. 550-607). New York: Dekker
- Haus, K.-M. (2005). *Neurophysiologische Behandlung bei Erwachsenen*. Berlin, Heidelberg: Springer
- Henneman, E. & Mendell, L. M. (1981). Functional organization of motoneurone pool and its inputs. In: Brooks, V.B. (Hrsg). *Handbook of Physiology, Section I, The Nervous System*, vol. II, *Motor Control*, Part 1 (S. 423–507). Bethesda, MD: American Physiological Society.
- Hess, A., Kunesch, E., Classen, J., Hoepfner, J., Stefan, K. & Benecke, R. (1999). Task-dependent modulation of inhibitory actions within the primary motor cortex. *Experimental Brain Research*. 124. 321-330
- Hess C.W. (2005). Motorisch evozierte Potentiale. In Stöhr M., Dichgans J., Diener H.C. & Büttner U.W. *Evozierte Potentiale* (S. 539-597). Berlin, Heidelberg: Springer
- Higgins (1985). Movement as an emergent form: Its structural limits. *Human Movement Science*. 4. 119-148

- Hoffer, J.A. & Andreassen, S. (1981). Regulation of Soleus muscle stiffness in premammillary cats: intrinsic and reflex components. *Journal of Neurophysiology*. 45(2). 267-285
- Hohmann, A., Lames, M. & Letzelter, M. (2002). *Einführung in die Trainingswissenschaft*. Wiebelsheim: Limpert
- Hollmann, W. & Strüder, H.K. (2009). *Sportmedizin. Grundlagen für körperliche Aktivität, Training und Präventivmedizin*. Stuttgart: Schattauer
- Honig, M.G., Collins, W.F. III, Mendell, L.M. (1983). α -motoneuron EPSPs exhibit different frequency sensitivities to single Ia-afferent fiber stimulation. *Journal of Neurophysiology*. 49. 886-901
- Hore J., Preston, J.B. & Cheney P.D. (1976). Responses of cortical neurons (areas 3a and 4) to ramp stretch of hindlimb muscles in the baboon. *Journal of Neurophysiology*. 39(3). 484-500
- Hovey, C. & Jalinous, R. (2006). *The Guide to magnetic stimulation*. Whitland, Wales: Magstim
- Hultborn, H. & Pierrot-Deseilligny, E. (1979). Changes in recurrent inhibition during voluntary soleus contractions in man studied by an H reflex technique. *Journal of Physiology*. 297. 229-251
- Hultborn, H., Lindstrom, S. & Wigstrom, H. (1979). On the function of recurrent inhibition in the spinal cord. *Experimental Brain Research*. 37. 399-403
- Hultborn, H., Meunier, S., Pierrot-Deseilligny, E. & Shindo, M. (1987). Changes in presynaptic inhibition of Ia fibres at the onset of voluntary contraction in man. *Journal of Physiology*. 389. 757-772
- Hultborn, H. (2006). Spinal reflexes, mechanisms and concepts: From Eccles to Lundberg and beyond. *Progress in Neurobiology*. 78. 215-232
- Iles, J.F. (1996). Evidence for cutaneous and corticospinal modulation of presynaptic inhibition of Ia afferents from the human lower limb. *The Journal of Physiology*. 491. 197-207
- Illert, M. & Kuhtz-Buschbeck J.P. (2006). Motorisches System. In R.F. Schmidt, H.-G. Schaible (Hrsg.) *Neuro- und Sinnesphysiologie* (S. 94-130). Heidelberg: Springer.
- Inghilleri, M., Berardelli, A., Cruccu, G. & Manfredi, M. (1993). Silent period evoked by transcranial stimulation of the human motor cortex and cervicomedullary junction. *Journal of Physiology*. 466. 521-534
- Izumi, S.-I., Koyama, Y., Furukawa, T. & Ishida, A. (2001). Effect of antagonistic voluntary contraction on motor responses in the forearm. *Clinical neurophysiology*. 111. 1008-1014

- Izumi, S.-I., Koyama, Y., Ishida, A., Findley, T.W. (1998). Effects of antagonistic voluntary contraction on motor responses in the leg. In: Hashimoto, I., Kakigi, R., (Hrsg.). *Recent advances in human neurophysiology*. Amsterdam: Elsevier S. 1005-1013.
- Jacks, A., Prochazka, A. & Trend, P.S.J. (1988). Instability in human forearm movements studied with feedback-controlled electrical stimulation of muscles. *Journal of Physiology*. 402. 443-461
- Jalinous, R. (1995). Guide to Magnetic Stimulation. Whitland, Wales: Magstim
- Jami, L., Petit, J., Proske, U. & Zytnicki, D. (1985). Responses of tendon organs to unfused contractions of single motor units. *Journal of Neurophysiology*. 53. 32-42
- Kaelin-Lang, A. (2007). Motorisch evozierte Potentiale- Eine Einführung. In: Siebner, H. & Ziemann, U. (Hrsg.). *Das TMS-Buch. Handbuch der transkraniellen Magnetstimulation* (S. 59-69). Heidelberg: Springer
- Kalaska J.F., Cohen D.A.D., Hyde M.L. & Prud'homme M. (1989). A comparison of movement direction related versus load direction related Activity in Primate Motor Cortex, Using a two-dimensional reaching task. *The Journal of Neuroscience*. 9(6).2080-2102
- Kalaska, J.F., Cohen, D.A.D., Prud'homme, M. & Hyde, M.L. (1990). Parietal area 5 neuronal activity encodes movement kinematics, not movement dynamics. *Experimental Brain Research*. 80. 351-364
- Kamen, G. & Caldwell, G.E. (1996). Physiology and Interpretation of the Electromyogram. *Journal of Clinical Neurophysiology*. 13 (5). 366-384.
- Kameyama, O., Hayes, K.C., Wolfe, D. (1989). Methodological Considerations Contributing to variability of the quadriceps H-Reflex. *American journal of physical medicine & rehabilitation*. 68(6). 277-282
- Kammer, T., Beck, S., Thielscher, A., Laubis-Herrmann, U. & Topka, H. (2001). Motor thresholds in humans: a transcranial magnetic stimulation study comparing different pulse waveforms, current directions and stimulator types. *Clinical neurophysiology*. 112. 250-258
- Keck M.E., Pijnapples M., Schubert M., Colombo G., Curt A. & Dietz V. (1998): Stumbling reactions in man: influence of corticospinal input *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 109. 215-223
- Kiehn, O. (1991). Plateau potentials and active integration in the final common pathway for motor behaviour. *Trends in neuroscience*. 14 (2). 68-73
- Kimura, T., Haggard, P., Gomi, H. (2006). Transcranial magnetic stimulation over sensorimotor cortex disrupts anticipatory reflex gain modulation for skilled action. *J Neurosci* 26 (36). 9272-9281

- Kischka, U., Fajfr, R., Fellenberg, T. & Hes, C. W. (1993). Facilitation of Motor Evoked Potentials from Magnetic Brain Stimulation in Man: a comparative study of different target muscles. *Journal of clinical neurophysiology*. 10(4). 505-512
- Kobayashi, M. & Pascual-Leone, A. (2003). Transcranial magnetic stimulation in neurology. *The Lancet Neurology*. 2. 145-156
- Koceja, D.M., Markus, C.A. & Trimble, M.H. (1995). Postural modulation of the soleus H-reflex in young and old subjects. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 97(6). 387-393
- Kornecki, S. (1992). Mechanisms of muscular stabilization process in joints. *Journal of biomechanics*. 25 (3). 235-245
- Kornecki, S. & Zschorlich, V. (1994). The nature of the stabilizing functions of skeletal muscles. *Journal of Biomechanics*. 27 (2). 215-225
- Kornecki, S., Kebel, A. & Sieminski, A. (2001). Muscular co-operation during joint stabilisation, as reflected by EMG. *European Journal of applied Physiology*. 84. 453-461
- Krakauer, J., Ghez, C (2000). Voluntary Movement In: Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessel, T.M. (Hrsg.). *Principles of neural science* 4th Ed (S.766). New York: McGraw-Hill
- Krutky, M.A., Ravichandran, V.J., Trumbower, D., Perreault, E.J. (2010). Interactions between limb and environmental mechanics influence stretch reflex sensitivity in the human arm. *J Neurophysiol* 104. 429-440
- Kujirai, T., Caramia, M.D., Rothwell, J.C., Day, B.L., Thomson, P.D., Ferbert, A., Wroe, S., Asselman, P. & Marsden, C.D. (1993). Corticocortical inhibition in human motor cortex. *Journal of Physiology*. 471. 501-519
- Lamy, J.C., Iglesia, C., Lackmy, A., Nielsen, J.B., Katz, R. & Marchand-Pauvert, V. (2008). Modulation of recurrent inhibition from knee extensors to ankle motoneurons during human walking. *Journal of Physiology*. 586. 5931-5946
- Latash, M.L., Zatsiorsky, V.M. (1993). Joint stiffness: Myth or reality? *Human Movement Science*. 12. 653-692
- Latash, M. L. (1996). The Bernstein Problem: How does the central nervous system make its choices?. In: Latash, M.L. & Turvey, M.T. (Hrsg.). *Dexterity and its development*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates
- Latash, M.L., Yarrow, K. & Rothwell, J.C. (2003a). Changes in finger coordination and responses to single pulse TMS of the motor cortex during practice of a multifinger force production task. *Experimental Brain Research*. 151(1). 60-71

- Latash, M.L., Danion, F., Scholz, J.F., Zatsiorsky, V.M., Schöner, G. (2003b). Approaches to analysis of handwriting as a task of coordinating a redundant motor system. *Human Movement Science*. 22(2). 153-171
- Latash, M.L. (2008). *Synergy*. New York: Oxford University Press
- Laurig, W. (1970). Elektromyographie als arbeitswissenschaftliche Untersuchungsmethode zur Beurteilung von statischer Muskelarbeit. Offenbach/Main.
- Laurig, W. (1983). Elektromyographie. In K. Willimczik (Hrsg.). *Forschungsmethoden in der Sportwissenschaft. Grundkurs Datenerhebung 1* (63-87). Ahrensburg bei Hamburg: Ingrid Czwalina.
- Lavoie B.A., Cody F.W. & Capaday C. (1995): Cortical control of human soleus muscle during volitional and postural activities studied using focal magnetic stimulation. *Experimental Brain Research*. 193. 97-107
- Lavoie, B.A., Devanne, H. & Capaday, C. (1997). Differential control of reciprocal inhibition during walking versus postural and voluntary motor tasks in humans. *Journal of neurophysiology*. 78. 429-438
- Lehmann-Horn, F. (2007). Motorische Systeme. In R.F. Schmidt & F. Lang (Hrsg.) *Physiologie des Menschen* (S. 143-183). Heidelberg: Springer.
- Lemon, R. (1993). The GL Brown Prize Lecture. Cortical control of the primate hand. *Experimental physiology*. 78(3). 263-301
- Lemon, R.N. (1999). Neural control of dexterity: what has been achieved? *Experimental Brain Research*. 128. 6-12
- Llewellyn, M., Yang, J.F. & Prochazka, A. (1990). Human H-Reflexes are smaller in difficult beam walking than in normal treadmill walking. *Experimental Brain Research*. 83. 22-28
- Loeb, G.E. (2004). *Motor control*. In: Adelman, G. & Smith, H. (Hrsg.). *Encyclopedia of neuroscience- 3rd Edition on CD-ROM and web-based*. Elsevier Science B.V.; Amsterdam, New York
- Loosch, E. (1999). *Allgemeine Bewegungslehre*. Wiebelsheim: Limpert
- Löscher, W.N., Cresswell, A.G. & Thorstensson, A. (1996). Excitatory drive to the alpha-motoneuron pool during a fatiguing submaximal contraction in man. *Journal of Physiology*. 491. 271-280
- Lundberg, A. (1970). The excitatory control of the Ia inhibitory pathway. In: Andersen, P., Jansen, J.K.S., (Hrsg.). *Excitatory Synaptic mechanisms* (S. 333-340). Oslo: Universitetsforlaget.
- Lutz, G. E., Palmitier, R. A., An, K. N., Chao, E. Y. (1993) Comparison of tibiofemoral joint forces during open-kinetic-chain and closed-kinetic-chain exercises. *J. Bone Joint Surg. Am*. 75. 732-739

- Maccabee, P.J., Eberle, J., Amassin, V.E., Cracco, R.Q., Rudell, A. & Jayachandra, M. (1990). Spatial distribution of the electric field induced in volume by round and figure '8' magnetic coils: relevance to activation of sensory nerve fibers. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 76(2). 131-141
- MacKinnon, C.D., Verrier, M.C., Tatton, W.G. (2000) Motor cortical potentials precede long-latency EMG activity evoked by imposed displacements of the human wrist. *Experimental Brain Research*. 131(4). 477–490.
- Maeda, F., Keenan, J.P., Tormos, J., Topka, H. & Pascual-Leone, A. (2000). Interindividual variability of the modulatory effects of repetitive transcranial magnetic stimulation on cortical excitability. *Experimental Brain Research*. 133. 425-430
- Maertens de Noordhut, A., Rapisarda, G., Bogacz, D., Gerard, P., De Pasqua, V., Pennisi, G. & Delwaide, P.J. (1999). Corticomotoneuronal synaptic connections in normal man. An electrophysiological study. *Brain*. 122. 1327-1340
- Mao, C.C., Ashby, P., Wang, M. & McCrea, D. (1984) Synaptic connections from large muscle afferents to the motoneurons of various leg muscles in man. *Experimental Brain Research*. 56. 341-350
- McIlroy, W.E., Collins, D.F. & Brooke, J.D. (1992). Movement features and H-reflex modulation. II. Passive rotation, movement velocity and single leg movement. *Brain Research*. 582 (1). 85-93
- McNeal, D.R. (1976). Analysis of a model for excitation of myelinated nerve. *IEEE transactions on bio-medical engineering*. 4. 329-337
- Merletti, R. & Hermens H.J. (2004) Detection and conditioning of the surface EMG Signal. In: Merletti, R. & Parker, P.A. (Hrsg.) *Electromyography. Physiology, Engineering and non-invasive Applications*. Wiley-Interscience: Hoboken S. 107-132
- Meunier, S. & Pierrot-Deseilligny, E. (1989). Gating of the afferent volley of the monosynaptic stretch reflex during movement in man. *Journal of Physiology*. 419. 753-763
- Meunier, S., Penicaud, A., Pierrot-Deseilligny, E. & Rossi, A. (1990). Monosynaptic Ia excitation and recurrent inhibition from quadriceps to ankle flexors and extensors in man. *The Journal of Physiology*. 423. 661-675
- Mills, K.R., Boniface, S.J. & Schubert, M. (1992). Magnetic Brain Stimulation with a double coil: the importance of coil orientation. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 85. 17-21
- Mills, K.R. & Nithi, K.A. (1997). Corticomotor Threshold to magnetic stimulation: normal values and repeatability. *Muscle & Nerve*. 20(5). 570-576
- Misiaszek, J. E. (2003). The-H-Reflex as a tool in neurophysiology: its limitations and uses in understanding nervous system function. *Muscle & Nerve*. 28. 144-160

- Mizuno, Y., Tanaka, R. & Yanagisawa, N. (1971). Reciprocal group I inhibition on triceps surae motoneurons in man. *Journal of Neurophysiology*. 34. 1010-1017
- Morin, C., Katz, R., Mazieres, L. & Pierrot-Deseilligny, E. (1982). Comparison of soleus H reflex facilitation at the onset of soleus contractions produced voluntarily and during the stance phase of human gait. *Neuroscience Letters*. 33(1). 47-53
- Morita, H., Crone, C., Christenhuis, D., Petersen, N.T. & Nielsen, J.B. (2001). Modulation of presynaptic inhibition and disynaptic reciprocal Ia inhibition during voluntary movement in spasticity. *Brain*. 124. 826-837
- Mortifee, P., Stewart, H., Schulzer, M. & Eisen, A. (1994). Reliability of transcranial magnetic stimulation for mapping the human motor cortex. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 93(2). 131-137
- Nemessuri, M. (1968). Der binäre antagonistische Mechanismus der Bewegungssteuerung. In: Wartenweiler, J. & Jokl, E. (Hrsg.). *Biomechanics I* (S. 165-171). Basel: Karger
- Nielsen, J.B. & Kagamihara, Y. (1992). The regulation of disynaptic reciprocal Ia inhibition during co-contraction of antagonistic muscles in man. *Journal of Physiology*. 456. 373-391
- Nielsen, J., Petersen, N., Deuschl, G. & Ballegaard, M. (1993). Task-related changes in the effect of magnetic brain stimulation on spinal neurones in man. *The Journal of Physiology*. 471. 223-243
- Nielsen, J.B. & Kagamihara, Y. (1993). The regulation of presynaptic inhibition during co-contraction of antagonistic muscles in man. *Journal of Physiology*. 464. 575-593
- Nielsen, J.B., Sinkjaer, T., Toft, E. & Kagamihara, Y. (1994). Segmental reflexes and ankle joint stiffness during co-contraction of antagonistic ankle muscle in man. *Experimental Brain Research*. 102. 350-358
- Nielsen, J.B. & Petersen, N. (1994). Is presynaptic inhibition distributed to corticospinal fibres in man? *Journal of Physiology*. 477(1). 47-58
- Nielsen, J.B., Petersen, N. & Ballegaard, M. (1995). Latency of effects evoked by electrical and magnetic brain stimulation on spinal neurones in man. *Journal of Physiology*. 483. 791-802
- Nielsen, J.B. & Petersen, N. (1995). Changes in the effect of magnetic brain stimulation accompanying voluntary dynamic contraction in man. *Journal of Physiology*. 484(3). 777-789

- Nielsen, J.B., Pierrot Deseilligny, E. (1996). Evidence of facilitation of soleus-coupled Renshaw cells during voluntary co-contraction of antagonistic ankle muscles in man. *Journal of Physiology*. 493(2). 603-611
- Nielsen, J.B. (2004). Sensorimotor integration at spinal level as a basis for muscle coordination during voluntary movement in humans. *Journal of applied Physiology*. 96. 1961-1967
- Orth, M. & Rothwell, J.C. (2004). The cortical silent period: intrinsic variability and relation to the waveform of the transcranial magnetic stimulation pulse. *Clinical neurophysiology*. 115(5). 1076-1082
- Palmer, E. & Ashby, P. (1992). Corticospinal Projections to upper limb motoneurons in humans. *Journal of Physiology*. 448. 397-412
- Palmieri, R.M., Ingersoll, C.D. & Hoffmann, M.A. (2004). The Hoffmann-Reflex: Methodologic Considerations and Applications for use in Sports Medicine and Athletic Training Research. *Journal of Athletic Training*. 39(3). S. 368-277
- Panizza, M., Nilsson, J. & Hallett, M. (1989). Optimal stimulus duration for the H reflex. *Muscle & Nerve*. 12(7). 576-579
- Panizza, M., Nilsson, J., Bradley, J.R., Basser, P.J. & Hallett, M. (1992). Relevance of stimulus duration for activation of motor and sensory fibres: implications for the study of H-reflexes and magnetic stimulation. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 85. 22-29
- Park, M.C., Belhaj-Saïf, A. & Cheney, P.D. (2004). Properties of primary motor cortex output to forelimb muscles in rhesus macaques. *Journal of neurophysiology*. 92(5). 2968-2984
- Perreault, E.J., Chen, K., Trumbower, R.D., Lewis, G. (2008). Interactions with compliant loads alter stretch reflex gains but not intermuscular coordination. *J Neurophysiol* 99. 2101-2113
- Petersen, N., Christensen, L.O.D. & Nielsen, J. (1998). The effect of transcranial magnetic stimulation on the soleus H-Reflex during human walking. *The journal of physiology*. 513(2). 599-610
- Petersen N., Pyndt H.S. & Nielsen J.B. (2003). Investigating human motor control by transcranial magnetic stimulation. *Experimental Brain Research*. 152. 1 -16
- Pinel, J.P.J. (2001). Biopsychologie- 2. Auflage. Heidelberg: Spektrum.
- Porter, R. & Lemon, R. (1993). *Corticospinal Function and voluntary movement*. Oxford: Clarendon
- Pierrot-Deseilligny, E. (1989). Peripheral and descending control of neurones mediating non-monosynaptic Ia excitation to motoneurons: a presumed propriospinal system in man. In: Allum, J.H.J. & Hullinger, M. (Hrsg.). *Afferent control of posture and locomotion* (S. 305-314). Amsterdam: Elsevier

- Pierrot-Deseilligny, E. (1997). Assessing changes in presynaptic inhibition of Ia afferents during movement in humans. *Journal of neuroscience methods*. 74(2). 189-199
- Pierrot-Deseilligny, E. & Mazevet, D. (2000): The monosynaptic reflex: a tool to investigate motor control in humans. Interest and limits. *Neurophysiologie Clinique*. 30. 67-80
- Pierrot-Deseilligny, E. & Burke, D. (2005a). Recurrent Inhibition. In: Pierrot-Deseilligny, E. & Burke, D. *The circuitry of the human spinal cord. Its role in motor control and movement disorders*. New York: Cambridge University Press
- Pierrot-Deseilligny, E. & Burke, D. (2005b). *The circuitry of the human spinal cord. Its role in motor control and movement disorders*. New York: Cambridge University Press
- Priewe, J. & Tümmers, D. (2007). Kompendium Vorklinik- GK1. Berlin, Heidelberg: Springer
- Pyndt, H.S. & Nielsen, J.B. (2003). Modulation of Transmission in the corticospinal and Group Ia afferent pathways to Soleus Motoneurons during Bicycling. *Journal of Neurophysiology*. 89. 304-314
- Rancourt, D., Hogan, N. (2009). The Biomechanics of force production. *Advances in experimental medicine and biology*. 629. 645-654
- Rancourt, D., Hogan, N. (2001). Stability in force production tasks. *Journal of motor behavior*. 33(2). 193-204
- Rathelot, J.A. & Strick, P.L. (2006). Muscle representation in the macaque motor cortex: an anatomical perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103(21). 8257-8262
- Reckling, J.C., Funk, G.D., Bayliss, D.A., Dong, X.-W. & Feldman, J.L. (2000). Synaptic control of motoneuronal excitability. *Physiological Reviews*. 80(2). 767-852
- Riedo, R. & Rüegg, D.G.(1988). Origin of the specific H-reflex facilitation preceding a voluntary movement in man. *Journal of Physiology*. 397. 371–388.
- Ridding, M.C., Taylor, J.L. & Rothwell, J.C. (1995). The effect of voluntary contraction on cortico-cortical inhibition in human motor cortex. *Journal of Physiology*. 487(2). 541-548
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Research. Cognitive Brain Research*. 3(2).131-141

- Rizzolatti, G., Fogassi, L. & Gallese V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature reviews. Neuroscience*. 2(9).661-670.
- Robertson, C.T. & Koceja, D.M. (2002). Speed of muscular movement and its effects on post-activation depression of the soleus H-Reflex. *Medicine and science in sports & exercise*. 34(5). 116-123
- Roick, H., von Giesen, R. & Benecke, R. (1993). On the origin of the postexcitatory Inhibition seen after transcranial magnetic brain stimulation in awake human subjects. *Experimental Brain Research*. 94. 489–498
- Roland, P.E., Larsen, B., Lassen, N.A. & Skinhøj, E. (1980). Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man. *Journal of Neurophysiology*. 43(1). 118-136
- Rossignol, S., Dubuc, R. & Gossard, J.-P. (2005). Dynamic sensorimotor Interactions in Locomotion. *Physiological Reviews*. 86. 89-154
- Rossini, P.M., Barker, A.T., Berardelli, A., Caramia, M.D., Caruso, G., Cracco, R.Q., Dimitrijevic, M.R., Hallett, M., Katayama, Y., Lücking, C.H., Maertens de Noordhout, A.L., Marsden, C.D., Murray, N.M.F., Rothwell, J.C., Swash, M. & Tomberg, C. (1994). Non-invasive electrical and magnetic stimulation of the brain, spinal cord and roots: basic principles and procedures for routine clinical application. Report of an IFCN committee. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*. 91. 79-92
- Rossini, P.M., Zarola, F., Stalberg, E. & Caramina, M. (1988). Pre-movement facilitation of motor evoked potentials in man during transcranial stimulation of the central motor pathways. *Brain Research*. 458. 20-30
- Rothwell, J.C., Hallett, M., Berardelli, A., Eisen, A., Rossini, P. & Paulus, W. (1999). Magnetic Stimulation: Motor evoked potentials. The international Federation of clinical neurophysiology. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology- Supplement*. 52. 97-103
- Rudomin, P. (1990). Presynaptic inhibition of muscle spindle and tendon organ afferents in the mammalian spinal cord. *Trends in neuroscience*. 13 (12). 499-505
- Rudomin, P. & Schmidt, R. F. (1999). Presynaptic inhibition in the vertebrate spinal cord revisited. *Experimental Brain Research*. 129. 1-37
- Sarabon N. (2004). Transcranial Magnetic Stimulation offers new possibilities for the study of motor control. *Kinesiologia Slovenica*. 10 (2). 78- 104
- Schieppati, M. (1987). The Hoffmann Reflex: A means of assessing spinal reflex excitability and its descending control in man. *Progress in neurobiology*. 28. 345-376

- Schneider, C., Lavoie, B.A. & Capaday, C. (2000). On the origin of the soleus H-Reflex modulation pattern during human walking and its task-dependent differences. *Journal of Neurophysiology*. 83(5). 2881-2890
- Schnitzler, A. & Benecke, R. (1994). The silent period after transcranial magnetic stimulation is of exclusive cortical origin: evidence from isolated cortical ischemic lesions in man. *Neuroscience Letters*. 180. 41–45
- Schubert, M., Curt, A., Jensen, L. & Dietz, V. (1997). Corticospinal Input in human gait: modulation of magnetically evoked motor responses. *Experimental Brain Research*. 115. 234-246
- Schubert, M., Curt, A., Colombo, G., Berger, W. & Dietz, V. (1999). Voluntary control of human gait: conditioning of magnetically evoked motor responses in a precision stepping task. *Experimental Brain Research*. 126(4). 583-588
- Schubert, M., Beck, S., Taube, W., Amtage, F., Faist, M., Gruber, M. (2008) Balance training and ballistic strength training are associated with task-specific corticospinal adaptations. *European Journal of Neuroscience* 27. 2007-2018
- Scott, S.H. & Kalaska, J.F. (1997). Reaching moments with similar hand paths but different arm orientations. I. Activity of individual cells in motor cortex. *Journal of neurophysiology*. 94. 2353-2378
- Sefton, J.M., Hicks-Little, C.A., Koceja, D.M. & Cordova, M.L. (2007). Modulation of soleus H-reflex by presynaptic spinal mechanisms during varying surface and ankle brace conditions. *Clinical neurophysiology*. 37. 15-21
- Seidler, R.D., Noll, D.C. & Thiers, G. (2004). Feedforward and feedback processes in motor control. *NeuroImage*. 22. 1775-1783
- Shefchyk, S.J., Stein, R.B. & Jordan, L.M. (1984). Synaptic transmission from muscle afferents during fictive locomotion in the mesencephalic cat. *Journal of neurophysiology*. 51. 986-997
- Shemmell 2009. The Differential Role of Motor Cortex in Stretch Reflex Modulation Induced by Changes in Environmental Mechanics and Verbal Instruction
- Shemmell 2010 Stretch sensitive reflexes as an adaptive mechanism for maintaining limb stability
- Shibasaki, H., Barrett, G., Halliday, E. & Halliday, A.M. (1980). Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 49(3). 213-226
- Shindo, M., Harayama, H., Kondo, K., Yanagisawa, N. & Tanaka, R. (1984). Changes in reciprocal Ia inhibition during voluntary contraction in man. *Experimental Brain Research*. 53(2). 400-408

- Siebner, H.R. & Ziemann, U. (2007). Hirnstimulation- Physiologische Grundlagen. In H.R. Siebner & U. Ziemann (Hrsg.). *Das TMS-Buch* (S. 27-45). Berlin, Heidelberg: Springer
- Simonsen, E.B., Dyhre-Poulsen, P. (1999). Amplitude of the human soleus H reflex during walking and running. *J Physiol* 515(3). 929-939
- Sinkjaer, T.T., Andersen, J. B. & Larsen, B. (1996). Soleus stretch reflex modulation during gait in Humans. *Journal of Neurophysiology*. 76(2). 1112- 1120
- Sinkjaer, T.T., Andersen, J.B., Ladouceur, M., Christensen, L.O.D. & Nielsen, J.B. (2000). Major role for sensory feedback in soleus EMG activity in the stance phase of walking in man. *Journal of Physiology*. 523(3). 817-827
- Smith, A.M. (1981). The coactivation of antagonist muscles. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*. 59(7). 733-747
- Solopova, I.A., Kazennikov, O.V., Deniskina, N.B., Levik, Y.S. & Ivanenko, Y.P. (2003). Postural Instability enhances motor responses to transcranial magnetic stimulation in humans. *Neuroscience Letters*. 337(1).25-28
- Sporns, O. & Edelman, G.M. (1993). Solving Bernstein's Problem: A proposal for the development of coordinated movement by selection. *Child development*. 64. 960-981
- Starr, A., Caramina, M., Zarola, F. & Rossini, P.M. (1988). Enhancement of motor cortical excitability in humans by non-invasive electrical stimulation appears prior to voluntary movement. *Electroencephalography and Clinical Neuropsychology*. 70. 26-32
- Stedman, A, Davey, N.J. & Ellaway, P.H. (1998). Facilitation of human first dorsal interosseous muscle responses to transcranial magnetic stimulation during voluntary contraction of the contralateral homonymous muscle. *Muscle & Nerve*. 21(8). 1033-1039
- Stein, R.B. & Kearney, R.E. (1995). Nonlinear behavior of muscle reflexes at the human ankle joint. *Journal of Neurophysiology*. 73. 65-72
- Steinmetz, H. , Fürst, G. & Meyer, B.-U. (1989). Cranocerebral topography within the international 10-20 system. *Electroencephalography and Clinical neurophysiology*. 72. 499-506
- Stormont, D.M., Morrey, B.F., An, K.N. & Cass J.R. (1985). Stability of the loaded ankle. Relation between articular restraint and primary and secondary static restraints. *American Journal of Sports Medicine*. 13(5).295-300.
- Tanji ,J., Taniguchi, K. & Saga, T. (1980). Supplementary motor area: neural response to motor instructions. *Journal of Neurophysiology*. 43(1). 60-68

- Taube, W., Schubert, M., Gruber, M., Beck, S., Faist, M. & Gollhofer, A. (2006). Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance. *Journal of Applied Physiology*. 101. 420–429
- Taube, W., Gruber, M., Beck, S., Faist, M., Gollhofer, A. & Schubert M. (2007). Cortical and spinal adaptations induced by balance training: correlation between stance stability and corticospinal activation. *Acta Physiologica*. 189. 347–358
- Taube, W., Leukel, C., Schubert, M., Gruber, M., Rantalainen, T. & Gollhofer, A. (2008). Differential Modulation of Spinal and corticospinal Excitability During Drop Jumps. *Journal of Neurophysiology*. 99. 1243-1252
- Terao, Y. & Ugawa, Y. (2002). Basic Mechanisms of TMS. *Journal of Clinical Neurophysiology*. 19(4). 322-343
- Thielscher, A. & Kammer, T. (2002). Linking Physics with physiology in TMS: a sphere field model to determine the cortical stimulation site in TMS. *NeuroImage*. 17(3). 1117-1130
- Trepel, M. (2004). *Neuroanatomie. Struktur und Funktion* (3. Aufl.). München: Elsevier
- Triggs, W.J., Cros, D. , MacDonell, R.A., Chiappa, K.H., Fang, J. & Day, B.J. (1993). Cortical and spinal motor excitability during the transcranial magnetic stimulation silent period in humans. *Brain Research*. 628. 39.48
- Todorov, E., Jordan, M.I. (2002) Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nature Neuroscience* 5(11). 1226-1235
- Turvey, M.T. (1990). Coordination. *American Psychologist*. 45. 938- 953
- Uncini, A., Treviso, M., DiMuzio, A., Simone, P. & Pullman, S. (1993). Physiological basis of voluntary activity inhibition induced by transcranial cortical stimulation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 89.211–220
- Ung, R.-V., Imbeault M.-A., Ethier, C., Brizzi, L. & Capaday, C. (2005). On the potential role of the corticospinal tract in the control and progressive adaptation of the soleus H-Reflex during backward walking. *Journal of Neurophysiology*. 94. 1133-1142
- Valls-Solé, J., Alvarez, R. & Tolosa, E.S. (1994). Response of the soleus muscle to transcranial magnetic stimulation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 93. 421-427.
- Viitasalo, J.T. & Komi, P.V. (1981). Effects of fatigue on isometric force- and relaxation-time characteristics in human muscle. *Acta physiologica Scandinavica*. 111 (1). 87-95
- Vincent, J.W. (1999). *Statistics in Kinesiology* (2. Aufl.). Champaign: Human Kinetics

- Wannier, T.M.J., Maier, M.A. & Hepp-Reymond, M.-C. (1991). Contrasting Properties of Monkey Somatosensory and Motor cortex neurons activated during the control of force in precision grip. *Journal of Neurophysiology*. 65(3). 572-589
- Wassermann, E.M., McShane, L. M., Hallett, M. & Cohen, L.G. (1992). Noninvasive Mapping of muscle representations in human motor cortex. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 85. 1-8
- Watt, D.G.D., Stauffer, E.K., Taylor, A., Reinking, R.M. & Stuart, D.G. (1976). Analysis of muscle receptor connections by spike-triggered averaging. I. Spindle primary and tendon organ afferents. *Journal of neurophysiology*. 39. 1375-1392
- Weineck, J. (2004). *Optimales Training: leistungsphysiologische Trainingslehre unter besonderer Berücksichtigung des Kinder- und Jugendtrainings*. Balingen: Spitta-Verlag
- Weyh, T. & Siebner H.R. (2007). Hirnstimulation-Technische Grundlagen. In H.R. Siebner & U. Ziemann (Hrsg.). *Das TMS-Buch* (S. 17-26). Berlin, Heidelberg: Springer
- Wiesendanger, M. (2005). Motorische Systeme. In R.F. Schmidt, F. Lang & G. Thews (Hrsg.). *Physiologie des Menschen. Mit Pathophysiologie* (S. 147-186). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Wildgruber, D., Erb, M., Klose, U. & Grodd, W. (1997). Sequential activation of supplementary motor area and primary motor cortex during self-paced finger movement in human evaluated by functional MRI. *Neuroscience Letters*. 227(3). 161-164
- Wilson, S.A., Lockwood, G.W., Thickbroom, G.W. & Mastaglia, F.L. (1993). The muscle silent period following transcranial magnetic cortical stimulation. *Journal of the Neurological Sciences*. 114.216–222
- Windhorst, U. (1996). On the role of recurrent inhibitory feedback in motor control. *Progress in Neurobiology*. 49. 517-587
- Wolf, S.L., Butler, A.J., Campana, G.I., Parris, T.A., Struys, D.M., Weinstein, S.R. & Weiss, P. (2004). Intra-subject reliability of parameters contributing to maps generated by transcranial magnetic stimulation in able-bodied adults. *Clinical neurophysiology*. 115. 1740-1747
- Wübberhorst, K., Zschorlich, V. (2011). Effects of muscular activation patterns on the ankle joint stabilization: an investigation under different Degrees of Freedom. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. 21. 340-347
- Yamashita, N. & Moritani, T. (1989). Anticipatory changes of soleus H reflex amplitude during execution process for heel raise from standing position. *Brain Research*. 490(1). 148-151

- Yang, J.F., Stein, R.B. & James, K.B. (1991). Contribution of peripheral afferents to the activation of the soleus muscle during walking in humans. *Experimental Brain Research*. 87. 679-687
- Zehr, E.P. (2006). Training-induced adaptive plasticity in human somatosensory reflex pathways. *Journal of applied Physiology*. 101. 1783-1794
- Zehr, E.P. (2002). Considerations for use of the Hoffmann reflex in exercise studies. *European Journal of Applied Physiology*. 86. 455-468
- Zehr, E.P. & Stein, R.B. (1999). What functions do reflexes serve during human locomotion?. *Progress in neurobiology*. 58. 185-205
- Ziemann, U., Netz, J., Szelényi, A. & Hömberg, V. (1993). Spinal and supraspinal mechanisms contribute to the silent period in the contracting soleus muscle after transcranial magnetic stimulation of human motor cortex. *Neuroscience Letters*. 156.167–171
- Zilles, K. (2006). *Architektur und funktionelle Neuroanatomie der Hirnrinde des Menschen*. In Förstl H., Hautzinger M. & Roth G. Neurobiologie psychischer Störungen. Berlin, Heidelberg: Springer
- Zöfel, P. (2003). *Statistik für Psychologen im Klartext*. München: Pearson Studium.
- Zschorlich, V. (1987). *Elektromyographie und Dynamometrie in der Bewegungsforschung: ein systemanalytischer Ansatz zur Untersuchung der Bewegungskoordination*. Hamburg: Czwalina
- Zschorlich, V. (1997). Die stabilisierende Funktion der Skelettmuskulatur. In R. Blickhan & G. Kirchner (Hrsg.), *Biomechanik und Motorik* (Schriften der Deutschen Vereinigung für Sportwissenschaft, 75, S. 41-55). Hamburg: Czwalina.

Danksagung

Mein aufrichtiger Dank gilt in erster Linie meiner Familie, welche mich während des gesamten Prozesses tatkräftig unterstützt und mir den nötigen emotionalen, intellektuellen und materiellen Rückhalt gegeben hat.

Ein besonderer Dank gilt Kati, die alle Höhen und Tiefen zusammen mit mir durchgestanden hat und die durch Ihre Unterstützung auf allen Ebenen maßgeblich am Erfolg beteiligt war.

Ich möchte Prof. Dr. V. Zschorlich für die fachliche Unterstützung, die ausgezeichnete Betreuung und die Möglichkeit der Promotion danken. Der intellektuelle Austausch sowie das mir entgegengebrachte Verständnis für meine persönlichen Umstände und die aktive Unterstützung haben entscheidenden Einfluss gehabt.

Ferner möchte ich Herrn Dipl. Ing. Andreas Mattke und Dipl. Ing. Norbert Wolff für die technische Unterstützung und ein immer nettes Wort danken.

Weiterhin gilt mein Dank den beteiligten Probanden und dem gesamten biomechanischen Labor der Universität Rostock, welche durch eine aktive Beteiligung eine mehr als nur große Hilfe waren.

Einen speziellen Dank möchte ich gegenüber meinem gesamten Freundeskreis zum Ausdruck bringen. Die Freundschaft, die mir entgegengebracht wurde ist nicht hoch genug zu bewerten.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die Arbeit mit dem Titel

„Neuronale Kontrolle der Gelenkstabilisierung während einer ballistischen Kraftproduktionsaufgabe“

eigenständig verfasst habe und keine anderen als die in der Dissertation aufgeführten Hilfsmittel verwendet habe.

Rostock, 29.03.2012_____

Norman Holl